

REPERCUSIÓN DE LA HORMIGA ARGENTINA (*Linepithema humile*) EN EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA



TESIS DOCTORAL. Soledad Carpintero Ortega
Córdoba, 11 de julio 2001

UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

FACULTAD DE CIENCIAS



Versión corregida según sugerencias del Tribunal de Lectura
de la Tesis Doctoral:

Dr. Juan Fernández Haeger
Dr. Vicente Castelló Losada
Dr. Alberto Tinaut Ranera
Dra. M^a Dolores Martínez Ibáñez
Dr. Manuel Ferreras Romero

CONFORME EL DIRECTOR:
Dr. Luis Arias de Reyna Martínez,
Catedrático de Biología Animal de
la Universidad de Córdoba

CONFORME EL DIRECTOR:
Dr. Joaquín L. Reyes López,
Profesor de Ecología de la
Universidad de Córdoba

Córdoba, 24 de julio de 2001

ÍNDICE



“Mejor hormigas negras que coloradas: más grandes, más feroces. Soltar después un montón de coloradas, seguir la guerra detrás del vidrio, bien seguros. Salvo que no se pelearan. Dos hormigueros, uno en cada esquina de la caja de vidrio. Se consolarían estudiando las distintas costumbres, con una libreta especial para cada clase de hormigas. Pero casi seguro que se pelearían, guerra sin cuartel para mirar los vidrios, y una sola libreta.”

J. Cortázar. *Bestario*

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	7
Especies plaga.....	8
Papel de los formícidos en los ecosistemas.....	9
Hormigas en Doñana.....	10
Hormiga argentina.....	12
La competencia en la estructura de las comunidades de formícidos.....	13
OBJETIVOS.....	16
Estructura de la tesis.....	17
MATERIAL Y MÉTODOS.....	19
Descripción del área de estudio.....	20
RESULTADOS.....	23
CAPÍTULO 1. DISTRIBUCIÓN DE LA HORMIGA ARGENTINA EN LA RESERVA BIOLÓGICA DE DOÑANA. IMPACTO SOBRE LA FAUNA NATIVA DE FORMÍCIDOS	23
Introducción.....	24
Objetivos.....	25
Material y Métodos.....	25
Resultados.....	27
Análisis de la cobertura de las trampas.....	27
Estudio de la fauna de hormigas.....	30
Variación interanual de las especies en casas con presencia de hormiga argentina.....	34
Discusión.....	36
Distribución de la hormiga argentina.....	36
Impacto de la hormiga argentina sobre las especies nativas.....	41

CAPÍTULO 2. HORMIGA ARGENTINA VERSUS

ESPECIES NATIVAS ARBORÍCOLAS.....	44
Introducción.....	45
Objetivos.....	46
Material y Métodos.....	46
Resultados.....	49
Hormigas en alcornoques.....	49
Relación entre especies y parámetros de árboles.....	51
Resultados del año 2000.....	53
Discusión.....	54
Estructura de la comunidad de hormigas.....	54
Hormiga argentina.....	55
 CAPÍTULO 3. COMPETENCIA POR INTERFERENCIA.....	59
Introducción.....	60
Objetivos.....	61
Material y Métodos.....	61
Resultados.....	65
Interacciones en cebos.....	65
Enfrentamientos individuales o en grupo.....	72
Luchas sobre el terreno.....	75
Discusión.....	77
 CAPÍTULO 4. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y COMPETENCIA POR EXPLOTACIÓN.....	83
Introducción.....	84
Objetivos.....	85
Material y Métodos.....	85
Resultados.....	88
Trampas de caída.....	89
Cebos.....	92
Pinos.....	100
Matorral.....	106
Presas.....	106
Discusión.....	108
Selección de microhábitat.....	108
Diferencias en los ritmos de aprovisionamiento.....	108
Estrategias de recolección de alimento.....	110
Cómo afecta la hormiga argentina a la comunidad nativa.....	112
 CONCLUSIONES.....	114
 BIBLIOGRAFÍA.....	117

AGRADECIMIENTOS.....	133
ANEXO 1. ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS FORMÍCIDOS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA.....	136
ANEXO 2. ENFRENTAMIENTOS ENTRE COLONIAS DE <i>L. HUMILE</i> Y <i>P. PALLIDULA</i> O <i>A. SENILIS</i>.....	159
RESUMEN EN CASTELLANO E INGLÉS.....	184

INTRODUCCIÓN GENERAL



“Man tends to look up and tries to figure out what is happening up above and at the same time he cannot even figure out the ants. I wish I could figure out ants. I suggest let's deal with ants. If we get the chance to understand them, this world would run on a different basis. Without understanding ants, I don't think we can understand other things”

Lech Walesa

INTRODUCCIÓN GENERAL

ESPECIES PLAGA

Desde que el hombre se hizo sedentario y comenzó, como especie oportunista, a ocupar todo el territorio posible e incluso a adaptar el medio a sus necesidades, empezó a criar especies animales y vegetales. Pero asociadas a éstas y a sus hábitats sedentarios, de manera involuntaria, benefició a otras especies que él mismo denominó plagas.

Cuando los europeos comenzaron a colonizar el nuevo mundo, aparecieron serios problemas con plagas de hormigas. Los primeros datos proceden de los oficiales españoles y portugueses de los siglos XV y XVI de Trinidad, Indias Occidentales, América Central y Sudamérica. Las hormigas cortadoras de hojas imposibilitaban la agricultura en algunas zonas. Estas especies fueron las primeras en ser reconocidas como plaga. La lucha contra las hormigas se empezó a desarrollar principalmente a partir del siglo XX. La mirmecología aplicada debe gran parte de su avance en las pasadas décadas a la hormiga de fuego (*Solenopsis invicta*), introducida en EE.UU. desde Brasil o Argentina, y que está causando graves problemas médicos y en agricultura. Hasta 1960-1970 no hubo medidas de control de esta peste, empleándose grandes cantidades de insecticidas. Pero la contaminación medioambiental ha prohibido el uso de muchos de ellos en EE.UU. y otros países. Estas prohibiciones hicieron necesarias nuevas investigaciones abriendo campos en la mirmecología aplicada (Vander Meer *et al.* 1990).

Hoy en día, en el control de las plagas, se tiende hacia una lucha integrada, es decir, aquella que combina diferentes técnicas biológicas y químicas y tiene en cuenta el medio y la dinámica de las poblaciones dañinas. En la lucha integrada se busca que el ataque sea específico, que se afecte la especie que se quiere controlar, pero no a otras cuya eliminación sea innecesaria e incluso contraproducente (Garrido & Ventura 1993, Perfecto 1994, Vander Meer *et al.* 1990). Por tanto, para un adecuado programa de lucha integrada es necesario conocer en profundidad la biología, comportamiento y ecología de las especies (Ward 1987, Williams 1994).

En los tres últimos siglos, se ha producido una explosión en la dispersión de especies de hormigas plaga, principalmente por el desarrollo de los transportes y la creación de nichos alterados. Muchas de estas invasiones han sido de poca importancia, con especies que han ido sólo ligadas a medios humanizados, o que han sido capaces, quizá después de un inicio más

agresivo, a adaptarse a las comunidades. Pero otras son o han sido invasiones catastróficas con eliminación de especies nativas (Hasking & Hasking 1965). Algunos ejemplos son: *Solenopsis invicta*, *Monomorium pharaonis*, *Wasmannia auropunctata* o *Linepithema humile*. Estas especies tienen una serie de características comunes que favorecen su dispersión y asentamiento (Passera 1994).

Habitualmente el efecto más inmediato de estas hormigas plaga es el desplazamiento de especies nativas. ¿Pero qué interés tiene la desaparición de unas especies de hormigas, si después de todo van a ser reemplazadas por otras hormigas?

PAPEL DE LOS FORMÍCIDOS EN LOS ECOSISTEMAS

La importancia de las hormigas en los ecosistemas ha sido de sobra reconocida (Hölldobler & Wilson 1990). En primer lugar, están distribuidas prácticamente por todo el mundo, los únicos lugares libres de hormigas nativas son la Antártida, Islandia, Groenlandia y algunas remotas islas de los océanos Atlántico e Indico. En segundo lugar, forman un grupo dominante en la mayoría de los ecosistemas, tanto a nivel de densidad de individuos, como de biomasa animal. Esto hace que su papel dentro de los ecosistemas sea fundamental. Por ejemplo: en la mayoría de los hábitats terrestres están entre los depredadores principales de otros invertebrados; las hormigas cortadoras de hojas son los mayores herbívoros de Centro y Sudamérica; en los desiertos las hormigas granívoras compiten activamente con los mamíferos por las semillas; son presas de muchos vertebrados y otros invertebrados; es el grupo que en mayor medida renueva el suelo, tanto por la tierra que mueven como por proporcionarle gran cantidad de nutrientes (carbono, nitrógeno, fósforo...).

Cualquier tipo de afección sobre un ecosistema, incluida la introducción de especies de hormigas exóticas, puede ocasionar insospechadas alteraciones. En este caso, no sólo se deben temer a los efectos no calculados, sino que al conocer el papel que cumplen en los ecosistemas muchas especies de hormigas, se puede intuir qué sucederá tras su desaparición.

Pero, ¿cuáles son los senderos biológicos que proporcionaron el éxito a las hormigas?. Posiblemente el hecho de que fueran el primer grupo de insectos depredadores eusociales sobre la tierra (Hölldobler & Wilson 1990). El comportamiento social es raro en invertebrados, sólo aparece en algunos grupos de himenópteros y en termitas. Las colonias hacen posible disfrutar

de muchas ventajas frente a los individuos solitarios, al permitir el reparto de las tareas de la colonia o en la búsqueda y defensa de las fuentes de alimento.

A pesar de su importancia, con frecuencia se encuentra un gran desinterés por estos animales entre nuestras sociedades desarrolladas. Sin embargo, otras sociedades primitivas les prestan más atención. Los Yanomami (indígenas del Orinoco y Amazonas) son cazadores-recolectores y poseen sólo los rudimentos de una incipiente agricultura, sin embargo reconocen al menos 39 especies de hormigas sin que aparentemente les den ningún uso. Los Yecuana, una sociedad también cazadora-recolectora aunque algo más adelantados en agricultura y navegación, reconocen 36 especies de hormigas y tienen al menos 18 usos médicos y leyendas míticas (citado en Vander Meer *et al.* 1990).

HORMIGAS EN DOÑANA

En Doñana el desinterés del hombre moderno citado anteriormente por los grupos de invertebrados, como las hormigas, se refleja con claridad. Así, la mayoría de los trabajos realizados en el Parque Nacional se han centrado en algún grupo de vertebrados y muy escasos son los que tienen como objetivo, por ejemplo, el estudio de los artrópodos (ver revisión en Tejedo *et al.* 1999).

Sin embargo, Doñana posee un interés especial para el estudio de los formícidos, no sólo por la importancia del Parque, de sobra reconocida, sino además por el carácter litoral y sobre todo por el suelo arenoso que aparece en su mayor parte, ya que representa un ambiente bastante escaso en la Península Ibérica. Por otro lado, este tipo de suelo, por lo poco estable para la nidificación, es muy restrictivo para los insectos y en particular para las hormigas de la fauna paleártica (Ruano *et al.* 1995). Otras especies sin embargo, pueden verse beneficiadas. De hecho, se ha descrito como endémica del Parque y alrededores, a una especie de formícido estrechamente emparentada con especies del Sahara (*Cataglyphis floricola* por Tinaut 1993).

Sobre la mirmecofauna de esta zona se poseen algunas referencias aisladas (Espadaler 1981 y 1985, Tinaut 1985 y 1993), dos estudios más amplios (De Haro & Collingwood 1977, Tinaut 1991) y la descripción de una nueva especie (Tinaut 1993). Con todo ello, el número de especies conocidas con anterioridad a este trabajo se elevaba a 37, que ya se estimaba relativamente alto, dado lo selectivo del substrato arenoso. En los muestreos derivados del estudio de la hormiga argentina (*Linepithema humile*), se han encontrado 41 especies de hormigas (ver ANEXO 1), lo que supone cerca del 16,5% de las especies ibéricas. Esta elevada riqueza se debe

principalmente a la propia variedad que caracteriza a las hormigas, con especies que son capaces, por distintos mecanismos de adaptarse a las duras condiciones del terreno y también, a los distintos tipos de hábitats que existen en el Parque, con diferencias principalmente en la humedad edáfica (Carpintero *et al.* 2001).

El área de Doñana es de un origen sedimentario post-orogénico muy reciente (Cuaternario próximo, según Vela 1984), por lo que su poblamiento se habrá efectuado a partir de la fauna de terrenos circundantes más antiguos, por especies que fueron capaces de tolerar sobre todo sus condiciones edáficas (Tinaut 1993, Tinaut *et al.* 1994). En general, por su posición geográfica Doñana fue colonizada por especies por un lado típicamente europeas y por otro lado por especies de distribución



Obreras de *Cataglyphis floricola* con pétalos de *Halimium halimifolium*

norteafricana o circunmediterránea, lo que contribuye a aumentar su diversidad. Se ha encontrado que la mayoría de las especies son de distribución mediterránea y sobre todo mediterránea-occidental. Los elementos paleárticos están escasamente representados, con un 12,2% de las especies, por debajo del 20% de especies de origen boreo-alpino y angárico supuesto por De Haro & Collingwood (1977) para Andalucía. Los endemismos tanto ibéricos en general, como locales son abundantes, alcanzando el 26,8% de las especies. También aparece en Doñana una especie introducida, la hormiga argentina (Carpintero *et al.* 2001).

HORMIGA ARGENTINA

La hormiga argentina, cuyo nombre actual es *Linepithema humile* (Mayr, 1868), según (Shattuck, 1992), conocida antes como *Iridomyrmex humilis* (Mayr, 1868) se está extendiendo por todo el mundo, sobre todo por zonas de clima tipo mediterráneo (principalmente entre 30-36° de latitud norte y sur), con primeras fechas de detección, fuera de su Brasil de origen, a finales del siglo XIX (Forte 1956, Lieberburg *et al.* 1975, Majer 1994, Passera 1994, Woodworth 1910). En Europa, las primeras citas datan de 1904 (Chopard 1921), y en España de 1923 (Font de Mora 1923, García Mercet 1923), aludiendo a su carácter de plaga agrícola, ya que, aunque omnívora, es muy eficaz cuidando homópteros para alimentarse de su secreción, con lo que las poblaciones de estos insectos crecen de tal manera que causan problemas a los cultivos (Benois 1973, Newell & Barber 1913, Silva 1955).

Los perjuicios que ocasiona esta especie se agrupan en dos categorías: plaga en lugares humanizados y plaga en medios naturales. En el primer caso, *L. humile* se comporta como plaga doméstica o problema sanitario (Grace *et al.* 1986, Ipinza-Regla *et al.* 1981 y 1984, Martínez *et al.* 1997, Van Schagen *et al.* 1994) y también como plaga en medios agrícolas, por la relación antes descrita con homópteros (Altieri & Schmidt 1984, Font de Mora 1923, García Mercet 1923, Haney *et al.* 1987, Markin 1970a, Markin 1970b).

Como plaga en ambientes naturales, esta especie altera de forma importante las taxocenosis de los lugares que coloniza. La más afectada desde un principio es la mirmecocenosis (Chopard 1921, De Kock *et al.* 1992, Erickson 1971, Fluker & Beardsley 1970, Holway 1995, Holway 1998b, Human & Gordon 1997, Human & Gordon 1999, Lieberburg *et al.* 1975, Majer 1994, Newell 1908, Sanders *et al.* 2001, Suarez *et al.* 1998, Tremper 1976, Ward 1987), pero igualmente afecta al resto de la comunidad de invertebrados y por consiguiente a los animales que se alimentan de ellos (Cole *et al.* 1992, Porter & Savignano 1990, Suarez *et al.* 2000). Por otra parte, también produce ataques directos a vertebrados, especialmente a animales de movilidad limitada, como las crías de aves en sus nidos (Delibes 2001, Tremper 1976). Incluso existen dramáticas descripciones de ataques a niños pequeños (Barber 1916, Newell & Barber 1913).

Los efectos sobre la flora se producen a distintos niveles. Por un lado, por la relación que establece con pulgones y cochinillas, y por otro por perturbar y eliminar a polinizadores y dispersores de semillas, con lo que se producen cambios importantes en la comunidad vegetal (Bond & Slingsby 1984, Bristow 1991, Buys 1987, Buys 1990, Cole *et al.* 1992, De Kock 1990, De Kock & Giliomee 1989, Woodworth 1910).

Pero ¿qué factores son los que favorecen la dispersión y la colonización de la hormiga argentina?. En primer lugar, al abandonar sus hábitats naturales, dejan atrás parasitoides y depredadores que ejercen un control sobre sus poblaciones (Feener 2000, Orr & Seike 1998). En segundo lugar, algunos aspectos de su propia biología, similar a la de otros exitosos invasores, favorecen su distribución y asentamiento (Passera 1994). Así, presenta grandes colonias policálicas, con habituales intercambios de obreras y reinas (Dechene 1970, Markin 1968), que frecuentemente cambian su localización a lo largo del año en respuesta de cambios ambientales (Benois 1973, Holway & Case 2000). Muestran reclutamiento en masa, eficacia depredadora, ausencia de agresividad intraespecífica (unicoloniales) y elevada agresividad interespecífica (Holway *et al.* 1998, Krieger & Keller 1999, Liang & Silverman 2000, Suarez *et al.* 1999). Son poligínicas, y las reinas son fecundadas en el interior de los nidos, por lo que no presentan vuelos nupciales, sino que se dispersan por gemación. Esta fundación dependiente, junto con el pequeño tamaño de las obreras monomórficas, trae consigo un rápido crecimiento de la colonia, con una pronta producción de sexuales (Aron & Passera 1999, Hee *et al.* 2000, McGlynn 1999). La Teoría Ergonómica sugiere que las especies con una estructura de castas complicada tienen habilidades colonizadoras reducidas. A cambio, las especies con baja diferenciación de castas, como *L. humile*, tienen mayor facilidad para ser buenas invasoras (Cole 1983).

Por otro lado, sus grandes sociedades unicoloniales presentan alta demanda de recursos y son generalistas, por lo que entran en competencia con un amplio rango de especies, lo que se conoce como “competencia difusa” (Greenslade & Halliday 1983, Holway 1999, Markin 1970a, Suarez *et al.* 1998). Sin embargo, a pesar del reconocido carácter invasivo de la especie, las referencias de su comportamiento en ambientes naturales son muy escasas, prácticamente inexistentes en Europa (Fowler *et al.* 1994).

LA COMPETENCIA EN LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE FORMÍCIDOS

En ocasiones se ha restado importancia a la competencia en el establecimiento de las comunidades (Shorrocks *et al.* 1984). Sin embargo, en numerosos estudios ha quedado de manifiesto el gran papel que juega la competencia, tanto la intra- como la interespecífica, en el mantenimiento de la estructura de muchas comunidades de formícidos (Cerdá *et al.* 1998a y 1998b, Czechowski 1985, Eldridge & Traniello 1981, Fox *et al.* 1985, Gordon 1988, Haering & Fox 1987, Hölldobler 1982, Holway 1999, Human & Gordon 1996 y 1999, Lynch 1981, Passera *et al.* 1996, Perfecto 1994, Punttila *et al.* 1994, Savolainen 1990 y 1991, Savolainen & Vepsäläinen 1989, Sudd &

Franks 1987, Vepsäläinen & Savolainen 1990, Yamaguchi 1992). Esto se debe a que muchas de las especies solapan en gran medida en el uso de los recursos (Haering & Fox 1987, Pisarski & Vepsäläinen 1989, Vepsäläinen & Savolainen 1990), y no sólo entre especies cercanas filogenéticamente, como se ha discutido a veces, sino también entre muchas especies no tan relacionadas (Mabelis 1984).

La intensidad de la competencia depende de diferentes factores, como: las características del hábitat, la posición de la especie en la cadena alimenticia, el tamaño o el ciclo biológico de los competidores (Keddy 1989, Putman 1994).

Un tópico importante en el comportamiento social es el análisis de las relaciones de dominancia. La dominancia se ha descrito como un atributo que hace que determinado individuo, o especie, sea el ganador habitual en los encuentros agonísticos. El estatus del ganador es el de “dominante” y el del perdedor es “subordinado” (De Vries 1998, Drews 1993). Según diferentes autores, el comportamiento agresivo es una manifestación de dominancia, ya que a menudo resulta en el establecimiento de un estatus que permite ocupar algún recurso, bien alimento o espacio. La agresividad de las hormigas se relaciona con su estatus jerárquico y con la densidad de obreras. Como regla (“rule of thumb”), cuanto mayor es la agresividad y la densidad dinámica de una colonia ($\text{individuos} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$), más alta está la colonia en la jerarquía de dominancia (Savolainen & Vepsäläinen 1988, Stuart 1991).

De esta manera, se han establecido diferentes clasificaciones de jerarquía de dominancia en hormigas (Brian 1952, Greenslade 1976, Hölldobler & Wilson 1990, Vepsäläinen & Pisarski 1982). Por ejemplo, Vepsäläinen & Pisarski (1982) han hecho una clasificación que va desde las especies que generalmente ganan las contiendas en un extremo, hasta las que generalmente las pierden..., lo que no quiere decir que no sean capaces de mantener y desarrollar sus colonias en la comunidad.

Así, el nivel inferior comprende especies poco o nada agresivas, que sólo defienden sus nidos. Las hormigas de este tipo son las mismas que las especies “oportunistas” reconocidas por Wilson (1971) en cebos. Las obreras con frecuencia optimizan la velocidad para encontrar nuevas fuentes de alimento, pero las abandonan cuando se confrontan a especies más agresivas (Feener 2000). También se incluyen en este tipo aquellas especies con colonias y obreras pequeñas, y comportamiento cauteloso, de manera que rara vez provocan respuestas agresivas en otras especies (Hölldobler & Wilson 1990).

En un nivel intermedio, aparecerían las especies que defienden sus nidos, así como las fuentes de alimento, es decir, aquellas que mantienen territorios espacio-temporales (Hölldobler & Lumsden 1980). Esta defensa generalmente se da cuando el recurso no es predecible o no es estable. Estas especies suelen entrar en mayor conflicto con las dominantes que las de la categoría anterior (Vepsäläinen & Pisarski 1982, Hölldobler & Wilson 1990). También se incluyen en esta categoría las hormigas que establecen pistas tróficas más o menos estables, como por ejemplo las hormigas granívoras del nuevo y viejo mundo, o las hormigas cortadoras de hojas (Hölldobler & Lumsden 1980).

En el nivel superior, se encuentran especies generalmente muy agresivas, que defienden sus nidos y todo el área de forrajeo como territorios absolutos. Como las especies dominantes patrullan normalmente grandes áreas, las comunidades locales pueden verse profundamente influenciadas, y no sólo de las hormigas sino también de otros artrópodos y plantas (Hölldobler & Lumsden 1980, Punttila *et al.* 1994).

OBJETIVOS



“Pero nada le subyugaba tanto como observar las hormigas. Se situaba en cuclillas ante la línea formada por la interminable caravana y buscaba los dos extremos que marcaban el viaje de ida y vuelta de las diminutas e infatigables andadoras.”

T. Luca de Tena. *La mujer de otro*

OBJETIVOS

Dado el carácter invasor de *L. humile* y la importancia reconocida de Doñana, se consideró de interés plantear el presente trabajo, en el que se afrontan diferentes aspectos del comportamiento y distribución de esta especie en el Parque Nacional. Así, los objetivos generales planteados fueron:

- Determinar la distribución de *Linepithema humile* en la Reserva Biológica de Doñana, analizando algunas de las características de los medios que ocupa, especialmente la vegetación, mirmecofauna y relación con espacios humanizados.

- Analizar el impacto de la hormiga argentina sobre las especies de formícidos nativos, tanto terrícolas como arborícolas.

- Estudiar las relaciones que establece con las especies nativas, a nivel de competencia por explotación y de competencia por interferencia.

En cada capítulo se detallan los objetivos específicos.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Tras la introducción general, objetivos y material y métodos, se exponen los resultados. Estos se han estructurado en cuatro capítulos, que se desarrollan de forma independiente, con una introducción, objetivos, material y métodos, resultados y discusión propios.

En el primer capítulo se estudia la localización de la hormiga argentina, analizando las características de los medios que ocupa, tanto a nivel de vegetación como de mirmecofauna, en comparación con los medios que no ha colonizado.

El segundo capítulo plantea un estudio de la ocupación de la hormiga argentina en alcornoques del interior de la Reserva Biológica. Este trabajo se consideró de interés al encontrar a la hormiga argentina haciendo un gran uso de los árboles, los que suponen en Doñana un recurso escaso y valioso para las especies arborícolas, incluidas aves nidificantes (Fernández 1982). En él se analiza las relaciones que establece con algunas variables de los árboles y con la mirmecofauna nativa.

Los capítulos tercero y cuarto se centran en la relación de competencia que establece la hormiga argentina con las especies nativas.

Así pues, en el tercer capítulo se estudia la eficacia en la competencia por interferencia de la hormiga argentina ante las especies nativas. En el ANEXO 2 se relatan, asimismo, encuentros agresivos entre colonias de *L. humile* y *A. senilis* o *P. pallidula*, en observaciones casuales, o inducidas mediante cebos.

El cuarto capítulo afronta los resultados de algunos experimentos con los que se analiza el mantenimiento de la estructura de una comunidad nativa de Doñana, con especial hincapié en la competencia por explotación, y qué sucede cuando aparece la hormiga argentina.

Por último, se presentan las conclusiones generales, bibliografía y los ANEXOS. En el primer ANEXO, se proporciona el artículo “Estudio faunístico de los formícidos (Hymenoptera, Formicidae) del Parque Nacional de Doñana” (Carpintero *et al.* 2001). En el segundo, como se ha ya se ha dicho, se relatan batallas entre colonias de *L. humile* y especies nativas.

MATERIAL Y MÉTODOS



“En esta galaxia –murmuró Karellen- hay ochenta y siete mil millones de soles. Pero aun ese número sólo da una débil idea de la inmensidad del espacio. Ante ella serían ustedes como hormigas que intentasen clasificar todos los granos de arena de todos los desiertos del mundo.”

Arthur C. Clarke. *El fin de la infancia*

MATERIAL Y MÉTODOS

El desarrollo experimental, así como la descripción concreta de cada zona estudiada, se explica con detalle en cada capítulo. En el tratamiento estadístico de los datos, se empleó el paquete Statistica v. 5 (Stat. Soft. Inc.).

A continuación, se proporciona una información general de la localización, clima y vegetación del Parque Nacional de Doñana.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional de Doñana está localizado en el suroeste de la Península Ibérica, en la provincia de Huelva, al norte de la desembocadura del río Guadalquivir (37° 11' a 36° 47' latitud norte y 6° 10' a 6° 37' de longitud oeste) y ocupa una extensión aproximada de 56.544 Ha. El clima es de tipo mediterráneo subhúmedo bajo influencia atlántica, está enclavado según la clasificación de Gaussen (1968) en la región termomediterránea. En definitiva, está dentro de la región de clima mediterráneo caracterizada por la alternancia de un periodo estival seco y cálido con un periodo invernal moderadamente frío, donde se concentran las precipitaciones (Aschmann 1973).

Doñana se enclava en dos dominios geomorfológicos: el litoral, con arenas silíceas y morfodinámica eólica, y el continental, ámbito también arenoso aunque de tipo aluvial, sobre substratos del cierre de la cuenca marina de la Depresión Inferior del Guadalquivir (Montes *et al.* 1998).

En el ámbito del dominio litoral, la vegetación está compuesta fundamentalmente por matorral con algunos ejemplares grandes y dispersos de alcornoques (*Quercus suber*) y bosquetes de pinos introducidos (*Pinus pinea*). Por su topografía ondulada, como consecuencia de su origen dunar, y por la existencia de una capa freática próxima a la superficie, presenta zonas altas de carácter xerófito frente a depresiones más húmedas de carácter higrófito (Rodríguez 1991).

En las zonas más elevadas o "Monte Blanco" se encuentra un matorral xerófito sobre dunas fitoestables con el jaguezo (*Halimium halimifolium*) como especie con mayor cobertura. También destacan *Cistus libanotis*, *Lavandula stoechas* o *Thymus mastichina* entre otras. Asimismo, en este ambiente se localizan los sabinares, con sabinas (*Juniperus phoenicea* spp

turbinata) como especie arbórea dominante, acompañadas por matorral similar al de Monte Blanco. Por último, aparecen densos pinares de repoblación, monoespecífico en el estrato arbóreo (*Pinus pinea*) y con elevada cobertura, constituyendo una masa compacta de baja productividad, con escaso sotobosque de *R. officinalis*, *H. halimifolium* y *L. stoechas*, entre otros.

En zonas próximas a la marisma, y por tanto con un carácter más higrofitico, el Monte Blanco da lugar al Monte Intermedio o Monte Blanco de Transición caracterizado por una composición específica muy heterogénea y por la presencia de abundantes claros de pastizal entre el matorral, muy aprovechados en general por la comunidad de fitófagos. Entre otras especies destacan: *Ulex spp.*, *Erica spp.*, *Armeria velutina*, *H. halimifolium*, *H. commutatum*, *Myrtus communis* y algunos pies de *Quercus suber*.

En las zonas más bajas ("Monte Negro"), con mayor humedad edáfica, se agrupan comunidades de matorral tipo brezal donde las especies dominantes son: *Erica ciliaris*, *E. scoparia*, *Stauracanthus genistoides*, *Calluna vulgaris*, *Myrtus communis*, *Ulex minor*, *Rubus ulmifolius*, *Ruscus aculeatus* y *Pteridium aquilinum* con algunos pies de *Q. suber*.

En el borde de las marismas, se encuentra "La Vera". Es la banda fronteriza que separa los dos grandes mundos de Doñana: el de los limo-arcillas y el de las arenas. Se trata de una franja de pastizales perimarismenos, de anchura variable (del orden de centenares de metro), situada en la zona de transición entre el matorral sobre arenas estabilizadas y la marisma inundable, cubierta por un pastizal eutrófico con rodales densos de matorral freatofítico (*Juncus spp.*, *Ulex spp.*, *Rubus ulmifolius*, *Pteridium aquilinum*...). En algunos puntos aparecen en ella grandes ejemplares arbóreos de alcornos, fresnos (*Fraxinus angustifolia*), álamos (*Populus alba*) y chopos (*P. nigra*)

En la línea de la costa, entre los trenes de dunas móviles, aparecen los "Corrales", antiguas repoblaciones de pinos (*Pinus pinea*), hoy día naturalizados. El sotobosque depende de la profundidad de la capa freática y se asocia a la vegetación de las arenas móviles o a la de depresiones húmedas, así se encuentran por ejemplo *Halimium halimifolium*, *Stauracanthus genistoides*, *Erica scoparia*, *Calluna vulgaris* o *Ulex minor*.

En el ámbito del dominio continental, al noreste del parque se localizan manchas del llamado "Monte Noble", formado por matorral de lentisco sobre capas Rojas Plioceno-continentales. Esta zona, posee una vegetación diferente del resto del Parque Nacional de Doñana, probablemente como consecuencia del diferente sustrato sobre el que se asienta. El matorral está compuesto fundamentalmente por ejemplares de

Pistacia lentiscus de volumen considerable, que alterna con algunos ejemplares de: alcornoques (*Q. suber*), fresnos (*Fraxinus sp.*), acebuches (*Olea europaea var. sylvestris*), tarajes (*Tamarix spp.*), álamos y sauces (*Populus alba* y *Salix atrocinerea*), y matorral de *H. halimifolium*, *H. commutatum*, *Aristolochia baetica*, *Chamaerops humilis*, *Armeria velutina*, *Asparagus aphyllus*, *T. mastichina* y *C. libanotis*, entre otros (Rodríguez 1991).

En el interior del Parque, en los distintos ecotopos descritos, pueden encontrarse ambientes humanizados, constituidos por casas de guardas, centros de recepción de visitantes y, en el interior de la Reserva Biológica, está el Palacio de Doñana, antigua residencia de caza, y actual centro administrativo y de investigación. Algunas de estas edificaciones están invadidas por hormiga argentina.

El área que comprende el Parque Nacional de Doñana es de un origen geológico muy reciente (Vela 1984). En su historia ha sufrido cambios considerables que la han llevado a su situación actual. Independientemente de cambios naturales en el medio físico, el manejo humano ha sido decisivo para la actual composición y estructura de sus biocenosis (Rodríguez 1991).

CAPÍTULO 1.

DISTRIBUCIÓN DE LA HORMIGA ARGENTINA EN LA RESERVA BIOLÓGICA DE DOÑANA. IMPACTO SOBRE LA FAUNA NATIVA DE FORMICIDOS



“No te conoce el niño ni la higuera,
ni caballo ni hormiga de tu casa...”
Ketama. *Así me siento*

CAPÍTULO 1. DISTRIBUCIÓN DE LA HORMIGA ARGENTINA EN LA RESERVA BIOLÓGICA DE DOÑANA. IMPACTO SOBRE LA FAUNA NATIVA DE FORMICIDOS.

INTRODUCCIÓN

¿Qué factores hacen que una comunidad pueda ser invadida por *L. humile* u otra especie colonizadora?. Se han propuesto muchas hipótesis para caracterizar los tipos de hábitats receptivos, es decir, los sensibles a las invasiones, incluyendo: los pobres en especies, con ausencia de depredadores y parásitos, con nichos vacíos o aparición de nuevos nichos generados por alteraciones (Hölldobler & Wilson 1990, Holway 1998a, Majer 1994, Suarez *et al.* 1998).

Lo cierto es que es prácticamente imposible generalizar sobre qué comunidades son invasibles y cuales no, puesto que las constantes de los modelos teóricos son, en realidad, variables dependientes de las especies que componen la comunidad y de la especie invasora. Por tanto, en principio todas las comunidades son invasibles. Así por ejemplo, aunque no sea una zona pobre en especies o con nichos vacíos, si la nueva especie encuentra condiciones bióticas favorables y es capaz de desplazar a las especies residentes, podrá establecerse (Newman 1993).

De cualquier manera, las regiones del mundo por donde *L. humile* se está extendiendo principalmente, es decir las de clima tipo-mediterráneo (no sólo en Europa, sino también en EE.UU., Sudamérica, Australia y Sudáfrica), parecen ser especialmente sensibles a las invasiones. Por un lado, contienen biotas particulares con respecto al continente en que se encuentran. Por otro, han sufrido grandes transformaciones urbanas y de agricultura que han puesto en peligro de extinción a numerosas especies (Macdonald *et al.* 1988, Tremper 1976).

Por otro lado, los espacios naturales protegidos se están convirtiendo en “islas” rodeadas por medios perturbados, con diferentes comunidades en cuanto a composición o abundancia de especies, por lo que tienen un frágil equilibrio biológico, muy sensible a alteraciones que producen la introducción de nuevas especies. El Parque Nacional de Doñana es un espacio conocido por su importancia ecológica y por su vulnerabilidad ambiental, y en su interior se han detectado algunos focos infestados de hormiga argentina. En

observaciones previas, parecían concentrarse en alrededores de casas de guardas o de centros de recepción de visitantes, pero no se conocía la extensión real del problema, o de sí están también ocupando ambientes naturales, y en qué medida están afectando a la comunidad de formícidos establecida.

Por todo lo anterior, se plantearon los siguientes **OBJETIVOS**:

1. Determinar la distribución de *Linepithema humile* en la Reserva Biológica de Doñana y áreas anexas, señalando las características de los medios que ocupa, frente a las de los que no aparece.
2. Analizar el impacto de la hormiga argentina sobre las especies de formícidos nativas.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

En la descripción del área de estudio, en introducción general, se detalla la vegetación de los distintos ecotopos del Parque Nacional. Asimismo, se indica la presencia de ambientes humanizados. Para el presente trabajo, se estudió la fauna de hormigas de los alrededores de ocho casas de guardas y del centro de recepción La Rocina, con la situación (habitadas o deshabitadas) y ubicación que se señala en la tabla 1. Estos ambientes constan, en general, de pequeñas viviendas y otras edificaciones anexas, como gallineros y cuadras. Los mayores espacios los constituyen el grupo de edificios alrededor del Palacio de Doñana (donde se ubica el Chalet), y el centro de recepción La Rocina. En ocasiones, en estos lugares humanizados aparecen algunas plantas exóticas, bien de huerta u ornamentales.

	HABITADAS	DESHABITADAS
MONTE BLANCO	El Puntal Casa Control	
PINAR	Rocina	
VERA	Martinazo	La Algaida Los Guardas Hato Barrera
M.B. TRANSICIÓN	Chalet	
MONTE NEGRO	Sta. Olalla	

Tabla 1. Situación y ubicación de las casas estudiadas.

TÉCNICAS DE MUESTREO

Para la elaboración de inventarios completos de hormigas se aconseja combinar distintas técnicas de muestreo (Espadaler & López-Soria 1991). De cualquier manera, las trampas de caída son un método muy extendido porque, aunque pueden presentar algunos problemas (ver revisión en Southwood 1978) permiten dar una buena indicación de la importancia de las diferentes especies en el suelo, además de evitar la influencia de los ritmos diarios de actividad (Cerdá & Retana 1988). Por otro lado, para reducir los efectos de las diferencias de densidad de individuos en las colonias y de los distintos tipos de comportamiento de búsqueda de alimento, se analizan los resultados de la presencia/ausencia de las diferentes especies en trampas, en lugar de la abundancia absoluta de obreras capturadas (Suarez *et al.* 1998).

En los ecotopos descritos en introducción general (Monte Blanco, Monte Negro, Monte Blanco de Transición, Vera y Pinar), se colocaron durante 48 horas 5 transectos lineales de trampas, cada uno de los cuales constaba de 10 trampas separadas 5 metros. Es decir, se contó con 50 trampas por ecotopo. En los ambientes humanizados (ocho casas de guardas y un centro de recepción), se colocaron 40 trampas en 4 transectos de 10 trampas cada uno, con idéntica separación y tiempo de permanencia en el terreno que en el caso anterior. Los transectos partían de las inmediaciones de las casas, de forma centrífuga, en las 4 orientaciones.

Las trampas consistieron en vasos de PVC con 6 cm de diámetro y 100 ml de capacidad, enterrados en el suelo y que contenían 25 ml de agua con un 10% de glicerina. Se colocaron durante el verano (julio de 1990), época que coincide con la máxima actividad de la mayor parte de las especies en estas latitudes (Tinaut 1982, Acosta *et al.* 1983a, Cerdá & Retana 1988, Jiménez & Tinaut 1992). Además, ya que con frecuencia en diferentes

comunidades de formícidos se ha encontrado una relación estrecha entre la composición de especies y la vegetación (Carpintero *et al.* 2000, Fernández Haeger & Rodríguez 1982), se registró la cobertura vegetal de cada una de las trampas, detallando a nivel de especie en el caso de árboles y arbustos.

Por último, en julio de los años 1992 y 1993, se repitió el muestreo con trampas de caída en las 4 casas con presencia de *L. humile*: Casa del Martinazo, de Santa Olalla, Chalet y centro de recepción La Rocina. En la casa del Martinazo además, se cuenta con los mismos datos para el año 1991.

RESULTADOS

ANÁLISIS DE LA COBERTURA DE LAS TRAMPAS

Se distinguieron 27 tipos de cobertura sobre trampas (tabla 2). Aparecen desde completamente descubiertas, o rodeadas por gramíneas o herbáceas, hasta cubiertas por algún tipo de árbol o arbusto, natural o introducido.

Para determinar en qué medida se asemejan las zonas estudiadas con respecto a su cobertura vegetal, se realizó un análisis factorial de correspondencias con los datos de la tabla 2. Los tres primeros ejes absorben un 66,3% de la inercia total, y los dos primeros ejes un 54,4% (Inercia total=2,5754, $\chi^2=3605,5$, gl=338, $p<0,0001$). En la representación del plano definido por los ejes 1 y 2 (figura 1) se observa:

1º El eje 1 separa al Monte Negro del resto de las zonas, a pesar de que una de las casas (Santa Olalla) se encuentra en este medio. Sin embargo, dicha casa aparece en una encrucijada de caminos de arena, con claros de pastizal, de ahí que la cobertura de sus trampas sea más parecida a la de la Vera que a la de Monte Negro.

En la parte positiva del eje 1 se encuentra también el Monte Blanco de Transición, ya que, como el Monte Negro, es un área higrófila. El Chalet, aunque está en la parte negativa del eje 1, aparece cercano a Monte Blanco de Transición, medio en el que se ubica.

2º Con respecto al eje 2, en la parte positiva aparecen como medios naturales el Pinar y Monte Blanco (ambos medios xerófitos). El centro de recepción de La Rocina tiende hacia el medio en que se halla (Pinar), al igual

% Cobertura	MB	PI	MN	TR	VE	CAL	CHB	CGU	CPU	CCO	CCH	CMA	CST	CRO
Suelo descubierto	36	2			44	52,5	52,5	45	45	52,5	15	55	55	37,5
Gramíneas				18	30	37,5	47,5	32,5	27,5		42,5	17,5	35	20
Herbáceas anuales	8			42	8	7,5				5	40	22,5	2,5	2,5
Armeria spp.				2	14									
Juncus spp.				4	4									
Rosmarinus officinalis	14	20								5				
Lavandula staechas	8	8							5	5				
Myrtus communis			2	2										
Phillyrea angustifolia			4											
Pistacia lentiscus			2											
Osyris quadripartita		6								2,5				
Cistus libanotis	10									5				
C. salvifolius			2											
Halimium commutatum	8													
H. halimifolium	12	8	8	12					12,5	12,5		5	2,5	
Daphne gnidium			2											
Stauracanthus genistoides	4		8											
Ulex spp.				4										
Erica spp.			72	12										
Quercus suber				4										
Pinus pinea		56								5				40
Populus nigra									5		2,5			
Mesembryanthemum edulis										7,5				
Eucalyptus spp								22,5	5					
Pteridium spp.						2,5								
Leña													2,5	
Citullus vulgaris													2,5	

Tabla 2. Valores de cobertura en zonas naturales y humanizadas, como porcentaje de trampas cubiertas por cada clase señalada (MB-Monte Blanco, PI-Pinar, MN-Monte Negro, TR-Monte Blanco de Transición, VE-Vera, CAL-Casa de La Algaida, CHB-Casa de Hato Barrera, CGU-Casa de Los Guardas, CPU-Casa del Puntal de Los Gonzalez, CCO-Casa Control, CCH-Chalet, CMA-Casa del Martinazo, CST-Casa de Santa Olalla, CRO-Centro de recepción La Rocina)

que la casa Control hacia el Monte Blanco. Luego aparece un gran grupo que reúne la Vera con: las casas de dicho medio (de Hato Barrera, Martinazo, de los Guardas, de la Algaida), la Casa de Santa Olalla, el Chalet y la casa del Puntal, aunque ésta también se aproxima al Monte Blanco, que es dónde se ubica.

En la representación de las variables de la tabla 2, en el plano definido por los ejes 1 y 3 la situación es similar, aunque aparecen algo más cercanas las dos casas que se ubican en Monte Blanco (Casa Control y Casa del Puntal), y el Chalet más cerca del medio en que se encuentra (Monte Blanco de Transición).

Por tanto, en general las casas constituyen un medio bastante homogéneo, muy similar a la Vera con la que comparten algunas características (gran cantidad de trampas descubiertas, o con cobertura de gramíneas y herbáceas, ver tabla 2), aunque también se ven influenciadas, hasta cierto punto, por el medio circundante.

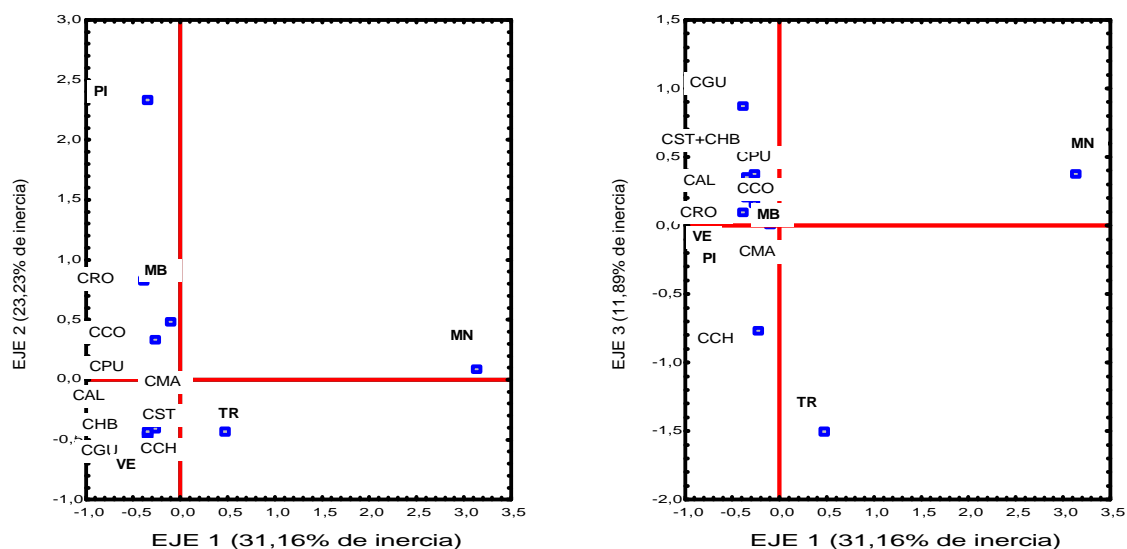


Figura 1. Representación de variables (zonas estudiadas), del análisis factorial de correspondencias realizado con dichas variables y cobertura de trampas, en el plano definido por los ejes 1 y 2, y en el plano definido por los ejes 1 y 3. Abreviaturas como en la tabla 2.

ESTUDIO DE LA FAUNA DE HORMIGAS

En total aparecieron 31 especies de hormigas (tabla 3), con diferente abundancia según la zona considerada.

En cuanto a los valores de riqueza, diversidad y equitabilidad de cada ecotopo natural o humanizado (tabla 4), la riqueza oscila de 5 (en Vera y dos de las casas ocupadas por *L. humile*: La Rocina y Chalet), a 14 (Monte Blanco de Transición). Los mayores valores de diversidad se encuentran en dos medios naturales (Monte Blanco de Transición y Monte Negro), mientras que los menores valores aparecen en dos de las casas con *L. humile* (La Rocina y Chalet). Existe pues, en en los valores de riqueza y en los de diversidad, una gran variación tanto en medios naturales como en ambientes humanizados.

	ZONAS NATURALES					CASAS DESHABITADAS		
	TR	MN	PI	MB	VE	CHB	CGU	CAL
H'	3.1	3.1	2.9	2.3	1.8	3.0	2.9	2.5
R	14	11	12	7	5	11	11	8
J'	0.8	0.9	0.8	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8

	HABITADAS SIN <i>L. HUMILE</i>		HABITADAS CON <i>L. HUMILE</i>			
	CPU	CCO	CSA	CMA	CRO	CCH
H'	2.9	2.5	2.9	2.7	1.6	1.4
R	12	12	11	9	5	5
J'	0.8	0.7	0.8	0.9	0.7	0.6

Tabla 4. Valores de diversidad (H' , índice Shannon-Weaver), riqueza (R) y equitabilidad (J') por ecotopo, con datos de presencia de cada especie en las trampas de caída. Se han agrupado los resultados según se trate de zonas naturales, casas deshabitadas, habitadas sin *Linepithema humile*, o habitadas con *L. humile* (Abreviaturas como en la tabla 2).

Aparición en trampas	MB	MN	TR	VE	PI	CGU	CHB	CAL	CPU	CCO	CST	CRO	CMA	CCH
<i>Hypoponera punctatissima</i>		2												
<i>Myrmica aloba</i>		20	6											
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>		16				2,5								
<i>A. senilis</i>		42	64	48	8	50	52,5	90	47,5		27,5		67,5	10
<i>Messor bouvieri</i>							10		7,5	2,5				
<i>M. hispanicus</i>							2,5							
<i>M. maroccanus</i>				2	4	37,5	50	32,5	35	7,5	35	5	12,5	5
<i>M. lusitanicus</i>			8	6		12,5		25	5				35	
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	2					5	22,5	2,5	2,5	2,5	2,5	15	1	
<i>Crematogaster scutellaris</i>			2		4									
<i>C. auberti</i>	14				28				10	30	5			
<i>Solenopsis robusta</i>					2									
<i>Leptothorax racovitzai</i>		30												
<i>L. tyndalei</i>			10		2									
<i>L. naeviventris</i>										2,5				
<i>L. rabaudi</i>	32		4		18				5	27,5				
<i>Tetramorium hispanicum</i>		6	58	60		62,5	37,5	62,5	27,5		5		75	
<i>T. caespitum</i>		6	4		8	2,5	20			2,5	15		7,5	2,5
<i>Cardiocondyla batesii</i>												5		
<i>Linepithema humile</i>											7,5	87,5	22,5	85
<i>Tapinoma erraticum</i>		12	26	22		25	7,5	5		7,5				
<i>T. nigerrima</i>	48	2	14		66	47,5	75	82,5	72,5	87,5	57,5		65	
<i>Plagiolepis schmitzii</i>	18	12			40				2,5	2,5	7,5			
<i>Lasius niger</i>	10	20	14		8				5	5	15			
<i>L. brunneus</i>					2									
<i>Camponotus pilicornis</i>					8									
<i>C. lateralis</i>		2												
<i>Cataglyphis rosenhaueri</i>						50	77,5							
<i>C. floricola</i>	86		2		58		27,5	32,5	35	70	17,5	87,5	75	22,5
<i>Formica fusca</i>		34	12			2,5								
<i>F. subrufa</i>			18											

Tabla 3. Porcentaje de trampas ocupadas en cada zona por las especies de hormigas, en 40 trampas de casas y 50 de ecotopos naturales. (Abreviaturas como en la tabla 2).

Para determinar las posibles agrupaciones de ecotopos según la fauna de hormigas, se realizó un análisis factorial de correspondencias con los datos de aparición de hormigas en trampas y zonas estudiadas (tabla 3). Los tres primeros ejes absorben un 70,16% de la inercia total, y los dos primeros un 50,21% (Inercia total=2,0669, $\chi^2=3087$, gl=390, $p<0,0001$). En la representación de las variables, en el plano definido por los ejes 1 y 2 (figura 2) se pueden distinguir los siguientes puntos:

1º En la parte positiva del eje 1 aparecen los medios xerófitos (Monte Blanco y Pinar) y en la parte negativa los medios higrófitos (Monte Blanco de Transición y Vera cercanos, y Monte Negro diferente a todo lo demás). Por tanto, la fauna de hormigas en los medios naturales está muy influenciada por la vegetación y la humedad edáfica de los ecotopos. La casa de Sta. Olalla, aunque se encuentra localizada en Monte Negro, al estar rodeada por arena y pastizal (tabla 2) su mirmecofauna no se parece a la de dicho medio, sino más en general a la del resto de las casas.

2º El centro de recepción de La Rocina y el Chalet aparecen muy relacionados por la gran abundancia de *L. humile*, y alejados de los demás ecotopos, naturales o humanizados.

3º Las demás casas y medios naturales forman un gran grupo central.

En la representación del plano definido por los ejes 1 y 3, la situación es similar, aunque aparecen las casas ubicadas en Monte Blanco algo más relacionadas a dicho medio y las cuatro casas de la Vera algo más agrupadas (parte negativa del eje 3). Por tanto, excepto los casos del centro de recepción de La Rocina y el Chalet, la situación de la fauna de hormigas se asemeja a la de la cobertura vegetal, es decir, las casas se parecen mucho entre sí, aunque reciban influencia del medio circundante.

VARIACIÓN INTERANUAL DE LAS ESPECIES EN CASAS CON PRESENCIA DE HORMIGA ARGENTINA

En cuanto al estudio anual de la abundancia de especies en casas con *L. humile* (tabla 6), comparando los datos del primer y último año de muestreo, en dos de los cuatro emplazamientos existen diferencias significativas en la abundancia de las distintas especies que componen la comunidad (Sta. Olalla $\chi^2=54,31$, gl=10, $p<0,001$; Martinazo $\chi^2=18,76$, gl=8, $p<0,05$).

En las otras dos casas, sin embargo, no se encuentra un aumento de la población de *L. humile*, ni un cambio en la abundancia de las especies nativas en general (Chalet $\chi^2=6,88$, gl=5, $p>0,05$; Rocina $\chi^2=2,93$, gl=5, $p>0,05$).

En la casa del Martinazo se realizaron los muestreos cuatro años consecutivos, encontrándose que la hormiga argentina en 1991 ocupó 11 trampas (de las 40). Por lo tanto, en julio de los 4 años apareció en 9, 11, 23 y 24 trampas. Así pues, se observa que la población presenta un crecimiento inicial rápido y que luego tiende a estabilizarse.

Analizando la situación en lo que se refiere a qué sucede con las especies nativas en las casas en las que la hormiga argentina gana terreno, en general, las especies se ven eliminadas o disminuidas en gran medida. Sólo *Cataglyphis floricola* parece no estar afectada.

También hay que señalar los casos de *Crematogaster auberti* en Santa Olalla, cuya abundancia no varía, y los de *Messor lusitanicus* y *Messor maroccanus* que aumentan en la Casa del Martinazo. En realidad, esto podría deberse a que estas especies aparecen principalmente en las trampas más alejadas de las casas, donde no había *L. humile*.

	STA.OLALLA			MARTINAZO			CHALET			LA ROCINA		
	1990	1992	1993	1990	1992	1993	1990	1992	1993	1990	1992	1993
<i>L. humile</i>	3	20	30	9	24	23	34	33	30	35	34	39
<i>C. floricola</i>	7	9	9	30	29	33	9	11	12	35	34	34
<i>T. hispanicum</i>	2	4	0	30	18	21				0	0	1
<i>T. nigerrima</i>	23	8	9	26	11	15						
<i>A. senilis</i>	1	11	0	27	18	24	4	4	3	0	1	0
<i>L. niger</i>	6	1	0									
<i>M. maroccanus</i>	14	15	2	5	10	17	2	0	0	2	0	2
<i>T. caespitum</i>	6	2	0	3	4	1	1	3	4			
<i>P. schmitzii</i>	2	0	0							0	2	0
<i>C. auberti</i>	2	3	2									
<i>O. saulcyi</i>	1	1	0	1	3	1				6	3	6
<i>M.lusitanicus</i>				14	14	17	0	1	2			
<i>C. batesii</i>										2	5	6
<i>L. racovitali</i>										0	1	0

Tabla 6. Trampas ocupadas por cada especie, en 1990, 1991 y 1993, en las cuatro casas en las que se encontró *L. humile* (total = 40 trampas).

De cualquier manera, es posible que la hormiga argentina se comporte de forma diferente según la especie nativa, es decir, puede que desplace a algunas antes que a otras. Para comprobar si hay especies que aparecen próximas a *L. humile*, se realizó un análisis factorial de correspondencias con los datos de aparición de hormigas en trampas y casas con presencia de hormiga argentina. Los dos primeros ejes absorben un 90,3% de la inercia total (Inercia total=0,86766, $\chi^2=306,28$, gl=36, $p<0,0001$). En la representación del plano definido por los ejes 1 y 2 (figura 3) se observa que la hormiga argentina se relaciona principalmente con *Oxyopomyrmex saulcyi* y *Cardiocondyla batesii*, y también, aunque en menor medida, con *Cataglyphis floricola*.

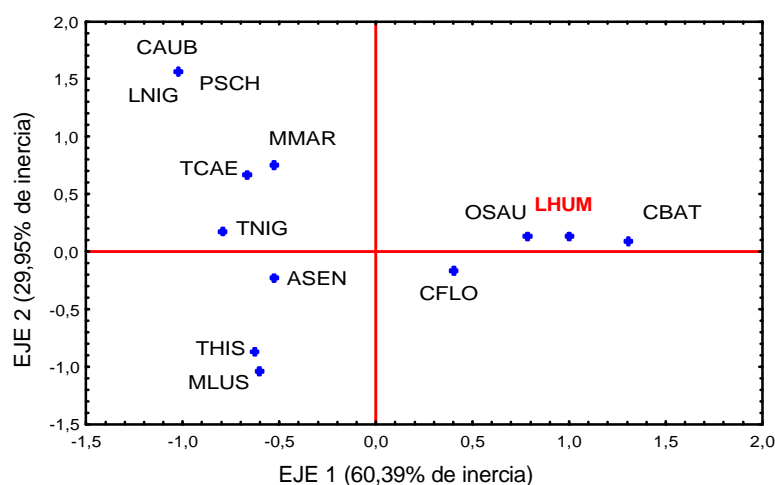


Figura 3. Representación de la presencia de especies de formícidos en trampas, del análisis factorial de correspondencias realizado con dichas variables y casas con hormiga argentina, en el plano definido por los ejes 1 y 2. (CAUB=*C. auberti*, PSCH=*P. schmitzii*, LNIG=*L. niger*, MMAR=*M. marocanus*, TCAE=*T. caespitum*, TNIG=*T. nigerrima*, ASEN=*A. senilis*, THIS=*T. hispanicum*, MLUS=*M. lusitanicus*, OSAU=*O. saulcyi*, CBAT=*C. batesii*, CFLO=*C. floricola*, LHUM=*L. humile*).

DISCUSIÓN

DISTRIBUCIÓN DE LA HORMIGA ARGENTINA

L. humile, en el presente trabajo, se ha localizado siempre en alrededores de casas habitadas, emplazadas en diferentes ecotopos naturales, por lo que la ubicación de la casa no parece influir. En realidad, se encontró que todas las casas poseían un entorno similar, caracterizado por escasa cobertura vegetal (tabla 2). El desbrozamiento puede favorecer a esta especie unicolonial en distintos aspectos de su biología, por ejemplo en su dispersión por gemación, es decir, cuando un grupo de obreras y una ó más reinas se alejan unos metros del nido (Passera & Aron 1993), con lo que un ambiente despejado lo facilitará.

El paso siguiente, era comprobar si este ambiente particular que se crea en los alrededores de las casas, determina que tengan una fauna de hormigas diferente del medio en que se ubican, y si es así, si ello beneficiará el asentamiento de *L. humile*.

En general, no se encuentra que los alrededores de casas constituyan medios menos ricos y/o diversos que las zonas naturales (tabla 4), a diferencia de las previsiones de algunas teorías ecológicas acerca de cuales comunidades son más sensibles a la invasión por nuevas especies (Hölldobler & Wilson 1990, Majer 1994, Suarez *et al.* 1998). Esto independientemente de que las casas estén habitadas o no, excepto, como era de preveer, los casos de ambientes dominados por hormiga argentina en los que la riqueza y la diversidad decrecen considerablemente.

De cualquier manera, lo que sí se encuentra es una variación en la composición de especies de los alrededores de casas frente a los medios naturales donde se ubican. Así, en la figura 2, se encuentra por un lado un grupo formado por las casas con alta abundancia de hormiga argentina (Rocina y Chalet), y por otro lado, otro gran grupo con la mayoría de las otras casas (incluyendo las que tienen hormiga argentina en baja abundancia y a casas de Vera, de Monte Blanco y de Monte Negro). Es decir, excluyendo las casas con alta densidad de hormiga argentina, aunque la fauna de los alrededores de las casas proviene de las zonas naturales adyacentes, y en general se asemejan algo a éstas, se crean en las casas unas condiciones por el desbrozamiento, que determinan que algunas especies se vean favorecidas y otras perjudicadas.

Así, al comparar la composición y abundancia de especies en los alrededores de casas con los de zonas naturales (tabla 5), se encontró que:

1. Las especies que aparecen en medios naturales pero no en casas, o que disminuyen su abundancia en estas últimas, comprenden algunas típicas de ambientes húmedos (*H. punctatissima*, *L. racovitzai*, *L. tyndalei*, *F. subrufa* y *M. aloba*, *A. gibbosa*, *L. niger* y *F. fusca*) y otras boscófilas o asociadas a matorral (*C. scutellaris*, *C. pilicornis*, *C. lateralis*, *L. brunneus*, *L. rabaudi* y *P. schmitzi*) (Bernard 1968, Rodríguez & Fernández Haeger 1983, Tinaut 1981).

2. Las especies que guardan proporciones parecidas en casas y zonas naturales, son muy abundantes en el Parque en general (Carpintero *et al.* 2001), e incluyen especies de ambientes xerófitos (*C. floricola*), abiertos (*T. hispanicum*) o especies con amplio espectro ambiental e incluso oportunistas (*A. senilis*, *T. erraticum*, *C. auberti*) (Acosta *et al.* 1983a, Cerdá & Retana 1988, Retrepo *et al.* 1985).

3. Las especies que aumentan su abundancia en los alrededores de las casas respecto a los ambientes naturales, e incluso que aparecieron únicamente en alrededores de casas incluyen especies típicas de ambientes abiertos (*M. bouvieri*, *M. hispanicus*, *L. naeviventris*, *C. rosenhaueri*, *M. marocanus*, *M. lusitanicus*, *O. saulcyi*) y otras oportunistas frecuentemente ligadas al hombre (*T. caespitum*, *T. nigerrima*, *L. humile*) (Pisarski & Czechowski 1978). También aparece en este grupo *C. batesii* especialista de sustratos relativamente inestables (Acosta *et al.* 1983b).

Por lo tanto, en las casas aparecen preferentemente especies generalistas, oportunistas o típicas de ambientes abiertos, en detrimento de especies boscófilas, asociadas al matorral o higrófilas. Este hecho se relaciona con los datos sobre medios urbanos, en los



Casa de El Martinazo

que se ha encontrado que no suelen aparecer especies higrófilas, umbrófilas y arborícolas, y que sin embargo son más frecuentes los grupos de especies mesohigrófilas e incluso xerófilas en zonas abiertas, no sólo de hormigas, sino de otros muchos grupos de insectos (Chudzicka *et al.* 1990), además de las especies con amplitud ecológica alta y sin preferencias tróficas específicas, por tanto generalistas (Pisarski & Kulesza 1982).

Así, aunque las casas del interior del Parque Nacional no pueden considerarse como medio urbano, ya que carecen de las características de éstos (densidad mínima de habitantes, disminución del agua superficial y subterránea, destrucción del suelo, contaminación, eliminación de vegetación autóctona e introducción de especies foráneas, acumulación de calor por el asfalto...), sin embargo, son medios humanizados que pueden considerarse como “áreas seminaturales” ya que muestran algunas características ambientales derivadas del manejo humano (McDonnell & Pickett 1990).

En los alrededores de las casas se encuentra un medio y una fauna particular, pero esto no quiere decir que se apoye la teoría de que la hormiga argentina aparezca, como especie oportunista, en medios empobrecidos, puesto que en general, las casas no se muestran como medios más pobres o menos diversos que los ambientes naturales. Además tampoco es que en los alrededores de las casas sólo haya especies sumisas o poco agresivas, que no supongan un problema para la expansión de la hormiga argentina, ya que aparecen como abundantes especies consideradas dominantes como *T. hispanicum*, *M. maroccanus* o *T. nigerrima*, que son en general agresivas, con nidos grandes y reclutamiento en masa (Cerdá *et al.* 1998, Hölldobler & Wilson 1990, Pisarski & Vepsäläinen 1989). En otros estudios, por ejemplo en la costa francesa, se ha descrito como la hormiga argentina desplaza a especies dominantes, como *Tetramorium spp.* y *Tapinoma erraticum* (Passera 1994).

Por lo tanto, el hecho de que la hormiga argentina aparezca preferentemente en alrededores de casas habitadas, no se debe a que las casas posean unas condiciones exclusivas ni a nivel de vegetación, ni a nivel de empobrecimiento de especies. Se estima que la hormiga argentina se encuentra aquí: (a) En primer lugar, por probabilidad, ya que por su forma de dispersión, sobre todo aprovechando transportes de materiales por el hombre (Crowell 1968, Forte 1956, Passera & Aron 1993, Woodworth 1910), es más fácil que lleguen a una casa que al medio natural. (b) Por las condiciones de establecimiento, tanto abióticas (humedad, alimento...) como bióticas (ausencia de otras especies de formícidos dentro de las casas), comenzando quizá su invasión como plaga doméstica, donde desarrolla su colonia y luego se expande en el terreno, cuando alcanza una densidad de población suficiente (Fellers & Fellers 1982). Así Fluker & Beardsley (1970) comentan como en Hawai, *L. humile* no invade nuevo territorio hasta que, por periodos de 4-6 meses la colonia aumenta y alcanza una fase invasiva en la que se vuelve muy agresiva y gana espacio.

Pero, ¿se puede intuir si la hormiga argentina se encuentra en un momento de expansión y podrá incluso adentrarse en ambientes naturales?. *L.*

humile fue descrita por Pisarski & Kulesza (1982) como eusinantrópica, es decir, la categoría más estricta de especie antropófila. Sin embargo, en California *L. humile* ha aparecido no sólo en áreas perturbadas sino también en bosques naturales (bosques en galería), donde ha disminuido la riqueza en especies (Holway 1998a y 1998b, Ward 1987). Suarez *et al.* (1998), también en California, encuentran que la hormiga argentina ocupa medios alterados, con vegetación exótica, caminos... pero que es capaz de introducirse en reservas naturales, con vegetación no alterada, y desplazar a especies nativas. Por otro lado, De Kock & Giliomee (1989), encontraron en Sudáfrica *L. humile* en zonas alteradas cerca de áreas residenciales, pero también que penetraban en áreas naturales por carreteras y caminos, independientemente de que el área tuviera o no vegetación exótica. Fellers & Fellers (1982), encuentran en el Parque Nacional de Haleakala (Hawái) que *L. humile* está relacionada a zonas alteradas (oficinas y laboratorios) ya que no se encontró más allá de 1 km de distancia de éstos, aunque no rechazan que pueda extenderse aún más, y lo achacan a que los edificios atenúan las severas condiciones climáticas del área (exceso de frío o sequedad), y no porque esté la zona especialmente perturbada por el hombre, ya que excepto en los alrededores más inmediatos de los edificios, no era el caso. Asimismo, Cole *et al.* (1992) aseguran que la hormiga argentina parece tener el potencial de ocupar una zona mucho mayor del Parque Nacional Haleakala de la que entonces ocupaban. Por lo tanto, estas hormigas están invadiendo en otros lugares del mundo, hábitats nativos desde cercanas áreas alteradas.

Por muy grande que sea un área natural, si incluye redes de caminos internos, se facilita la entrada de *L. humile*, no sólo porque se favorezca su instalación, sino también por su forma de dispersión, que se ve incrementada por los transportes de materiales, sobre todo por automóviles. Los factores que parecen de mayor importancia para limitar el avance de la hormiga argentina son abióticos, bajas temperaturas y sequía prolongada (De Kock *et al.* 1992, Fellers & Fellers 1982, Forte 1956, Hertzer 1930, Holway 1998a, Holway 1999, Majer 1994, Suarez *et al.* 1998, Tremper 1976, Van Schagen *et al.* 1994, Ward 1987, Woodworth 1910)

Todos estos estudios nos llevan a pensar que la hormiga argentina puede tener el potencial de ocupar en Doñana zonas naturales que le sean favorables, es decir ambientes húmedos, como por ejemplo los alrededores de lagunas o manchas de Monte Negro cercanas a la Vera.

IMPACTO DE LA HORMIGA ARGENTINA SOBRE LAS ESPECIES NATIVAS

En las zonas invadidas por hormiga argentina, se han encontrado dos tipos de pautas. En dos de las casas se produce un aumento de la abundancia de *L. humile*, que viene acompañado por una desaparición o al menos disminución de las especies nativas. En las otras dos, la situación de todas las especies se mantiene constante (tabla 6). Esto puede deberse a que en los lugares de reciente invasión se produzca una rápida expansión de la hormiga argentina (acompañada por desaparición de especies locales), pero que luego llegue un momento en que la población se estabilice, hecho comprobado en la casa del Martinazo. Así, Brandao & Paiva (1994) y Haskins & Haskins (1988) en las Islas Bermudas encontraron que el rango de expansión de *L. humile* se va haciendo cada vez menor a medida que el territorio se va saturando. En otras especies de hormigas se ha encontrado un crecimiento del mismo tipo, lo que llevó a la hipótesis de que el crecimiento de las colonias de los insectos sociales está regulado por mecanismos de retroalimentación ("feedback") dependientes de la propia densidad de individuos (Henderson *et al.* 1989).

En cuanto al desplazamiento de las hormigas nativas, la desaparición de especies suele relacionarse teóricamente a factores estocásticos, demográficos o ambientales. Sin embargo, la importancia de factores determinísticos, como la aparición de especies invasoras, se suelen considerar causas secundarias de extinción y son rara vez tenidos en cuenta. De cualquier manera, De Kock *et al.* (1992), Suarez *et al.* (1998) y Ward (1987), implican un agente causal de extinción local de las hormigas nativas, la hormiga argentina, que se considera el principal agente de desaparición de las especies nativas, frente a otras variables, como la fragmentación del terreno, el fuego, o la edad de la vegetación.

De todas formas, el comportamiento de la hormiga argentina frente a las especies nativas no es igual para todas, ya que algunas especies toleran mejor su avance, o al menos tardan más en desaparecer. Así, en la figura 3 se observa que esta especie se relaciona principalmente con *Cardiocondyla batesii* y *Oxyopomyrmex saulcyi*, ambas de rara detección, principalmente por su pequeño tamaño y hormigueros minúsculos (Bernard 1968, Tinaut 1981). *Cataglyphis floricola* también aparece junto a *L. humile* con frecuencia en las trampas, pero este hecho se debe a que *C. floricola* está activa en las horas más cálidas del día (ver en capítulo 4), no solapando prácticamente con ninguna otra especie de formícido, y en concreto con *L. humile*. Además, recorre largas distancias en su búsqueda de alimento, por lo que es probable que los individuos que aquí aparezcan, tengan los nidos bastante alejados.

En general, especies que coexisten con dominantes (abundantes, agresivas, territoriales...) (Greenslade 1976), son aquellas con una baja posición en la jerarquía, ya que habitualmente sólo defienden sus nidos y suelen ocupar hábitats subóptimos (Pisarski & Vepsäläinen 1989).

Otros autores han encontrado relaciones parecidas, como Holway (1998a), Suarez *et al.* (1998) y Sanders *et al.* (2001) que describen especies más o menos vulnerables a la presencia de *L. humile*. Por ejemplo, *Prenolepis imparis* no es sensible a su presencia debido a la segregación estacional en su pico de actividad, también resiste algo más *Leptothorax andrei*, que es una hormiga muy pequeña (aproximadamente 2 mm longitud) e hipogea. Ward (1987) encontró que *Stenamma diecki* y *S. californicum* resisten también más el avance de la hormiga argentina (ambas son especies subordinadas y criptobióticas). De Kock (1990) asegura que *Meranoplus peringueyi*, especie africana sumisa y lenta, coexiste con *L. humile*, aunque indica que el ataque químico de esta especie puede contribuir a su resistencia a la especie introducida. De Kock *et al.* (1992) encuentran que *Monomorium willowmorensense* coexiste con la hormiga argentina en Sudáfrica gracias a su naturaleza críptica y su comportamiento sumiso. Newell & Barber (1913) describen como en Baton Rouge (EE.UU.) colonias de *Monomorium minimum* eran capaces de coexistir por un tiempo en frutales invadidos por *L. humile*, aunque acababan por desaparecer. Asimismo, *Plagiolepis pygmaea* y *Diplorhoptrum fugax* persisten en zonas colonizadas por *L. humile* en Portugal y sur de Francia (Chopard 1920, Passera 1994, Silva 1955).

Este tipo de relaciones se han descrito también para otras hormigas invasoras como *Solenopsis invicta*, *Pheidole megacephala* o *Wasmannia auropunctata*, que desplazan principalmente a especies más parecidas en sus requerimientos ecológicos, mientras que otras, bien porque no tengan iguales requerimientos, o porque tengan una posición jerárquica inferior y sean capaces de ocupar nichos subóptimos, resisten algo más la invasión (Haskins & Haskins 1988, Morris & Steigman 1993, Phillips *et al.* 1987, Porter & Savignano 1990, Stein & Thorvilson 1989, Tennant 1994).

Para finalizar, parece cierto que el hombre es el principal agente en la dispersión de la hormiga argentina (Passera 1994). Así pues, las estrategias para limitar su invasión y la de otras especies introducidas en espacios protegidos, han de incluir: control para evitar en lo posible la introducción (en el caso de la hormiga argentina, por ejemplo limitando el acceso de vehículos y revisando materiales transportados); detección rápida de zonas infestadas; planear y ejecutar programas de erradicación o al menos de control; reducción del área con posibilidades de invasión (por ejemplo, minimizando las áreas perturbadas por apertura de nuevos caminos) y perturbaciones mínimas en las

zonas naturales (De Kock & Giliomee 1989, Macdonald 1990, Newell & Barber 1913, Reimer 1994, Woodworth 1910).

CAPITULO 2.

HORMIGA ARGENTINA *VERSUS* ESPECIES NATIVAS ARBORÍCOLAS



“La hormiga medio muerta dice muy tristemente: yo he visto las estrellas.
¿Qué son las estrellas?, dicen las hormigas inquietas”
F. G. Lorca. *Los encuentros de un caracol aventurero*

CAPÍTULO 2. HORMIGA ARGENTINA VS ESPECIES NATIVAS ARBORÍCOLAS.

INTRODUCCIÓN

Existen especies de hormigas que nidifican y se alimentan exclusivamente en los árboles. En el trópico se ha encontrado que las hormigas arborícolas compiten para establecer territorios de alimentación (Adams 1994, Jackson 1984, Young 1983). Esto origina una distribución parcheada o en mosaico, es decir, sin que se produzca solapamiento de las especies más abundantes, llamadas según los autores: dominantes, territoriales, primarias o extirpadoras (Cole 1983, Hölldobler & Wilson 1990, Jackson 1984). Es más, las especies dominantes determinan la distribución de las especies menos abundantes, las subordinadas, tolerando en su territorio a algunas de ellas, pero no a otras (Andersen & Patel 1994, Jackson 1984, Punttila *et al.* 1994, Savolainen & Vepsäläinen 1988 y 1999). Se ha sugerido, que las especies subordinadas pueden coexistir con las dominantes gracias a algunas estrategias como poseer defensas (espinas, cutículas gruesas...), pero sobre todo por: tener pequeñas colonias y pequeñas obreras, un comportamiento tal que pasen desapercibidas, o solapamiento mínimo en los recursos, por ejemplo por tener diferentes periodos de actividad diario o estacional (Hölldobler & Wilson 1990, Jackson 1984).

Por otro lado, la ocupación de insectos fitófagos en árboles exóticos introducidos se ha considerado a veces de forma paralela a la colonización de islas (Southwood *et al.* 1982). De hecho, cualquier hábitat aislado puede considerarse insular. Por lo tanto, del mismo modo, la colonización de árboles por una especie introducida, como *L. humile*, puede considerarse de esta manera. En la colonización de islas se ha encontrado con frecuencia que las distribuciones biogeográficas no son, ni simples agrupaciones aleatorias de especies provenientes de una comunidad originaria, ni un grupo predecible de especies que se ajusten a reglas establecidas.

Para la coexistencia de las especies, influyen por un lado elementos determinísticos, como el que haya hábitats idóneos, o las relaciones entre especies (por ejemplo las determinadas por competencia por interferencia, que impiden la coexistencia de ciertas parejas de especies). Por otro lado, hay elementos estocásticos, así por ejemplo en manglares se encontró que la aparición inicial de una especie dominante impide el asentamiento de otras (Cole 1983, Simberloff 1978). Esto se puede equiparar a lo que sucede con las especies invasoras colonizando árboles en un área.

Por último, así como en biogeografía de islas el tamaño de las mismas es uno de los factores determinantes para la riqueza de especies (McArthur & Wilson 1967, Simberloff 1978), de la misma manera se ha encontrado que usualmente el tamaño de la planta se correlaciona fuertemente con la riqueza de artrópodos (Majer & Delabie 1999).

Con respecto a la hormiga argentina, uno de sus recursos favoritos es el exudado de homópteros, el que provee de gran cantidad de carbohidratos, buenos como combustible y para producir compuestos defensivos y diferentes tipos de feromonas, por ejemplo las que utilizan en sus pistas tróficas (Holway 1999, Human & Gordon 1997). Así pues, es frecuente encontrar esta especie en árboles y arbustos alimentándose de pulgones y cochinillas.

OBJETIVOS

En Doñana se han encontrado numerosos árboles infestados por hormiga argentina (*Quercus suber* y *Pinus pinea*). En un principio parecen permanecer cerca de lugares humanizados, aunque no se puede excluir la posibilidad de que aparezca en zonas naturales. Por otro lado, los árboles en Doñana constituyen un recurso escaso y valioso para las especies arborícolas, incluyendo aves nidificantes (Fernández 1982). Por todo ello, se diseñó un estudio para determinar el grado del problema: conocer la estructura de la comunidad arborícola nativa de hormigas, analizar el impacto de la hormiga argentina sobre ésta, y por último, saber la relación de todas las especies (nativas y hormiga argentina) con las áreas humanizadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Doñana se encuentra en la costa suroeste de la Península Ibérica. Incluye un gran área de marismas de la desembocadura de los ríos Guadalquivir y Guadamar. De hecho, se creó en 1969 principalmente por su interés para la protección de aves acuáticas, ya que se trata de un importante lugar de invernada.

En el borde de las marismas, se encuentra "La Vera", cubierta por un pastizal eutrófico con manchas dispersas de juncal y matorral (*Juncus spp.*, *Ulex spp.*, *Rubus ulmifolius*, *Pteridium aquilinum*...) y algunos pies de *Quercus suber*. De hecho, hay una zona donde los alcornos son grandes y relativamente abundantes y han sido colonizados por numerosas aves nidificantes (ardeidas principalmente) se trata de las conocidas "Pajareras" de Doñana.

Cerca de este punto, en pleno corazón de la reserva biológica, se construyó en 1585 un palacio (Palacio de Doñana) cuando los terrenos eran aún privados y tenían fines cinegéticos. Actualmente, se utiliza como centro administrativo y residencia ocasional de investigadores y visitantes. A su



Palacio de Doñana

alrededor, se construyeron después otros edificios de oficinas, laboratorios y casas de guardas. En los alrededores del Palacio aparece una densa población de hormiga argentina, que constituye uno de los principales focos de infestación de esta especie en el Parque.

TÉCNICAS DE MUESTREO

Entre junio y septiembre del año 1992, se revisaron un total de 182 alcornoques, todos los incluidos en una superficie, aproximadamente circular, de 1,5 km de radio, con el Palacio de Doñana como centro. El muestreo fue repetido en septiembre del 2000. Cada alcornoque se visitó en diferentes momentos del día buscando las hormigas que patrullaban por el tronco y ramas.

Para cada árbol, se determinaron las variables: (1) Especies de hormigas presentes. (2) Perímetro del tronco a 1,5m altura. (3) Distancia al Palacio. (4) Distancia al camino más próximo, ya que en otras zonas infestadas se ha relacionado la presencia de hormiga argentina con la de los caminos (De Kock & Giliomee 1989).

En segundo lugar, para explicar la estructura de la comunidad arborícola de hormigas se llevaron a cabo pruebas de agresividad entre especies. Para dichas pruebas, realizadas entre las especies de mayor presencia en los alcornoques (N 30 árboles), se enfrentaron obreras 1-1 en una caja de petri de 5,5 cm de diámetro, durante 5 minutos. Todas las interacciones que se produjeron se registraron, con la ayuda de una grabadora, detallando la especie que iniciaba la interacción y pauta de comportamiento de ambas especies. Se realizaron 10 réplicas de cada pareja de especies, siempre con diferentes individuos. Las pautas de comportamiento detectadas fueron:

PAUTAS AGRESIVAS:

- . Ataque físico: Cuando un individuo muerde a otro en el cuerpo, antenas o patas.
- . Ataque químico: El individuo atacante flexiona el abdomen hacia adelante y expulsa una secreción repelente sobre el enemigo.
- . Amenaza: El individuo dirige la cabeza con las mandíbulas abiertas al oponente.

PAUTAS DE SUMISIÓN:

- . Huida: Cuando un individuo se aleja rápidamente de otro después de contactar.
- . Posición pupal: Cuando un individuo repliega sus antenas y patas contra el cuerpo y se queda inmóvil.

OTRAS:

- . Indiferencia: Ocurre cuando después del contacto, el individuo no realiza ni pautas agresivas ni de sumisión.

Por último, se encontró que en ocasiones un individuo respondía de alguna manera -con pautas de agresión o de sumisión- a la presencia del otro, sin que este último aparentemente lo advirtiera. Estos casos se cuantificaron, llamándose "Provoca Respuesta".

Por otro lado, en observaciones previas se encontró que dos de las especies nativas (*Camponotus lateralis* y *Colobopsis truncatus*) utilizaban en ocasiones la pista trófica de otra de las especies (*Crematogaster scutellaris*). Con el fin de determinar hasta que punto este comportamiento era habitual, se anotó para 106 obreras de *C. lateralis* y 114 obreras de *C. truncatus*, si patrullaban siguiendo una pista de *C. scutellaris* o no.

RESULTADOS

HORMIGAS EN ALCORNOQUES

Se encontraron 14 especies en los alcornoques (tabla 1). Algunas de ellas nidifican en los mismos árboles y otras lo hacen en el suelo, pero suben a buscar alimento.

ESPECIES	FRECUENCIA
<i>Linepithema humile</i>	115
<i>Crematogaster scutellaris</i>	40
<i>Colobopsis truncatus</i>	34
<i>Camponotus lateralis</i>	33
<i>Lasius brunneus</i>	30
<i>Camponotus cruentatus</i>	17
<i>Formica subrufa</i>	16
<i>Tapinoma nigerrima</i>	11
<i>Plagiolepis schmitzii</i>	6
<i>Tetramorium hispanicum</i>	6
<i>Leptothorax racovitzae</i>	5
<i>Cardicondyla batesii</i>	3
<i>Aphaenogaster senilis</i>	2
<i>Leptothorax rabaudi</i>	1

Tabla 1. Frecuencia, o número de árboles, en los que apareció cada especie de hormiga (N=182 alcornoques).

Las especies más abundantes (en N 30 árboles) son la hormiga argentina y las arborícolas (*C. scutellaris*, *C. truncatus*, *C. lateralis*, y *L. brunneus*). Para determinar si se produce algún tipo de agrupamiento o segregación entre estas especies, en la figura 1 se representa un dendrograma, realizado con los valores de presencia de especies en alcornoques. Se observa que la hormiga argentina se segrega del resto de especies. En cuanto a las hormigas nativas, *C. scutellaris*, *C. lateralis* y *C. truncatus* forman un grupo independiente de *L. brunneus*

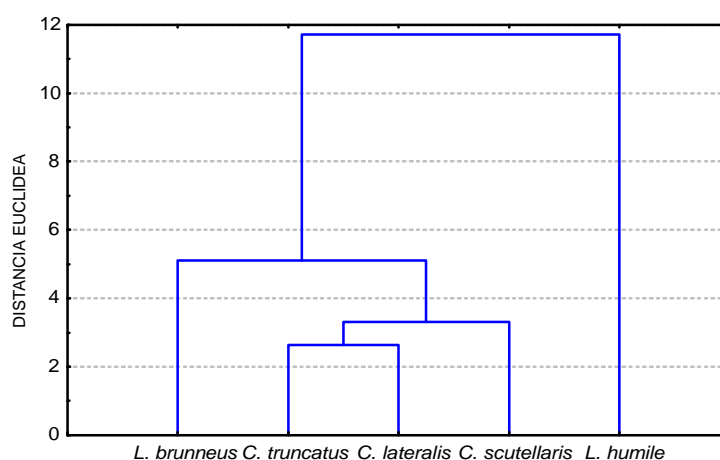


Figura 1. Agrupación de las especies en los alcornoques, según distancia euclídea.

C. lateralis y *C. truncatus*, no sólo se encuentran asociadas a *C. scutellaris* por hallarse en el mismo alcornoque, sino que incluso se encontró que solían utilizar las mismas pistas tróficas (tabla 2), aunque aparezcan con mayor frecuencia fuera de ellas (prueba binomial referente a los datos de *C. lateralis*: $z=-4,56$ $p<0,0001$; prueba binomial de *C. truncatus*: $z=-2,71$ $p<0,0001$).

	<i>Camponotus lateralis</i>	<i>Colobopsis truncatus</i>
EN PISTAS	29 (27,3%)	42 (36,8%)
FUERA DE PISTAS	77 (72,7%)	72 (63,2%)
TOTAL	106	114

Tabla 2. Frecuencia de individuos de *C. lateralis* y *C. truncatus* en pistas de *C. scutellaris*.

Para analizar la relación que se establece entre las diferentes especies arborícolas, entre sí y con la hormiga argentina, se llevaron a cabo pruebas de agresividad (tabla 3). Respecto a las especies nativas, se observa como *C. lateralis* y *C. truncatus* son especies sumisas, que nunca agreden y siempre huyen. *C. scutellaris* es la especie que aparece como más agresiva, aunque modifica su comportamiento según la especie con la que interaccione. Así, en las pocas ocasiones en las que se enfrenta a *C. lateralis* o *C. truncatus*, si se produce una agresión, es *C. scutellaris* la que muestra siempre la pauta agresiva y, sin embargo, prácticamente nunca huye. Cuando se enfrenta a *L. brunneus* es objeto ella misma de agresiones, y en ocasiones muestra pautas de sumisión, aunque también aparece como más agresiva que esta última especie. Sin embargo, frente a *L. humile*, se muestra como menos agresiva que ésta, siendo atacada con más frecuencia y mostrando un mayor porcentaje de pautas de sumisión.

	<i>CSCU</i>	<i>CLAT</i>	<i>CSCU</i>	<i>CTRU</i>	<i>CSCU</i>	<i>LBRU</i>	<i>CSCU</i>	<i>LHUM</i>	<i>LBRU</i>	<i>CLAT</i>
AGRESION	3	0	12	0	59	16	13	32	23	0
SUMISION	1	24	0	33	8	71	9	6	18	35
INDIFERENCIA	15	9	23	11	0	0	3	5	1	1
PROVOCA RESP	18	4	19	10	33	13	23	5	14	20
ENCUENTROS	37		54		100		48		56	

Tabla 3. Total de pautas de agresión, sumisión o indiferencia, enfrentando 1-1 obreras/pareja de especies (N=10 pruebas). *CSCU*-*C. scutellaris*, *CLAT*-*C. lateralis*, *CTRU*-*C. truncatus*, *LBRU*-*L. brunneus*, *LHUM*-*L. humile*

RELACIÓN ENTRE ESPECIES Y PARÁMETROS DE ÁRBOLES

Los siguientes resultados, relativos al estudio de las relaciones entre las variables señaladas en metodología (presencia de especies, perímetro del tronco, distancia a camino más próximo y distancia a Palacio), se refieren asimismo a las especies más abundantes (N 30 alcornoques): hormiga argentina y especies nativas arborícolas.

Con respecto a la fauna nativa, se encuentra que la riqueza de especies en alcornoques está correlacionada de forma positiva con el perímetro de los troncos. Así pues, los árboles pequeños sólo presentan una especie (perímetro < 91 cm, como máximo una especie) y cuando el árbol es mayor, puede albergar hasta el máximo de especies arborícolas nativas, de manera que los árboles más grandes (a partir de 425 cm de perímetro),

cuando no están infestados por hormiga argentina, siempre presentan las 4 especies arborícolas. El resto de variables tienen una correlación positiva con la riqueza de especies nativas, aunque no muestran valores elevados, especialmente en lo que se refiere a distancia a caminos más próximos.

	Especies nativas	<i>L. humile</i>
Perímetro tronco	0,6025	-0,4136
Distancia Palacio	0,5769	-0,3729
Distancia camino	0,3203	-0,2279

Tabla 4. Coeficiente de correlación de Spearman (N=182). Todos los casos son significativos con probabilidad $p < 0,005$.

El tamaño del alcornoque, y las distancias al camino más próximo y a Palacio, se correlacionan de forma negativa con la presencia de hormiga argentina. Sin embargo, los valores de correlación son bajos, especialmente en los casos de distancias a camino más próximo y a Palacio. En cuanto al tamaño del alcornoque, la hormiga argentina ocupa tanto alcornoques grandes como pequeños, de hecho se encontró en el alcornoque de menor y en el de mayor perímetro (19 y 502 cm respectivamente).

Al analizar con detalle la presencia de hormiga argentina y riqueza de especies nativas, respecto a la distancia al Palacio, se observa (figura 2), en primer lugar que se produce una segregación entre la hormiga argentina y las especies nativas (Coeficiente de correlación de Spearman $r_s = -0,7049$, $N=182$, $p < 0,001$). En segundo lugar, la hormiga argentina se concentra principalmente en los alrededores de Palacio (hasta 350 m), luego de 350-580 m desaparece, para reaparecer a partir de esta distancia (580) hasta los 920 m, a partir de los cuales desaparece por completo. Los alcornoques de este segundo punto de infestación se localizan en la zona conocida como la Jaula del linco y los alcornoques que continúan por la Vera, entrando en los de la Pajareras de Doñana. Este segundo punto de infestación explica que el valor de correlación entre la distancia al Palacio y la presencia de *L. humile* no sea tan elevado como cabría pensar en un principio. Ya en el año 1981 Alberto Tinaut (comunicación personal) había encontrado uno de los alcornoques de las Pajareras infestado por *L. humile*, sin embargo, revisó otros 9 alcornoques de la zona (actualmente todos infestados por hormiga argentina) y sólo encontró especies nativas (*C. scutellaris*, *C. lateralis*, *C. truncatus* o *L. brunneus*).

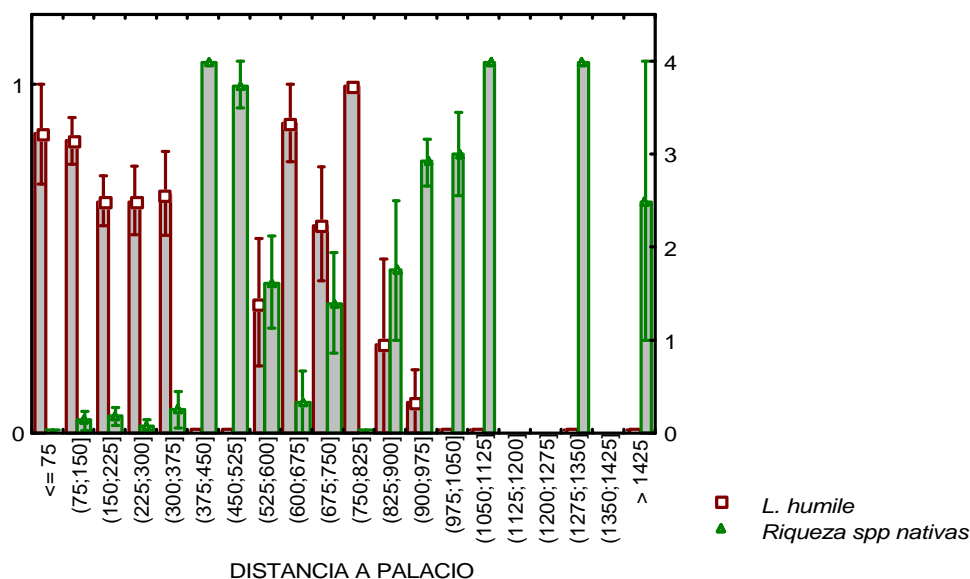


Figura 2. Presencia de *L. humile* (eje Y1) y riqueza de especies nativas (eje Y2), respecto a distancia al Palacio.

RESULTADOS DEL AÑO 2000

Del año 1992 al 2000, han muerto 40 alcornoques por causas diversas. En los restantes, aparecen 23 alcornoques que en el año 1992 estaban ocupados por especies nativas (con una media de 2,52 especies, desviación típica=1,44), y en el año 2000 sólo se encontró hormiga argentina. Estos alcornoques son tanto pequeños como grandes (perímetro en centímetros: media=214,1, desviación típica=139,9, mínimo=35, máximo=470), y tanto cercanos como alejados del Palacio (distancia al Palacio en metros: media=550,4, desviación típica=278,3, mínima=70, máxima=1100). Respecto a la localización de estos alcornoques, la hormiga argentina ha continuado la invasión por los lugares contaminados, en los alrededores del Palacio y la Jaula del linco, pero ha sido notable el aumento de esta especie en los alcornoques situados en los alrededores del Pinar de San Agustín (distancia a Palacio en metros: media=591,8, desviación típica=66,0), donde en 1992 únicamente había un alcornoque con hormiga argentina (que además lo compartía con *C. lateralis* y *C. truncatus*) y en el año 2000 aparecen 10 alcornoques con elevadas densidades de hormiga argentina y sin que aparezca en ellos ninguna otra especie. Por último, no se encontró que ninguno de los alcornoques ocupados por hormiga argentina en 1992 fuera recuperado por especies nativas en el 2000.

DISCUSIÓN

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS

En general, la fauna arborícola de formícidos está ampliamente estructurada en función de la explotación de los exudados de áfidos. Este tipo de recurso, rico y estable, produce con frecuencia encuentros agonísticos (Holway 1999, Perfecto 1994). La competencia interespecífica por los lugares de nidificación pueden también contribuir a determinar la distribución en mosaico en las hormigas arborícolas (Young 1983).

En el Parque Nacional de Doñana se ha encontrado una comunidad de formícidos arborícolas nativos, cuya estructura se ve muy influenciada por la competencia interespecífica. En este sentido *Crematogaster scutellaris* y *Lasius brunneus* muestran características de especies dominantes (como sucede también con *L. humile*): elevada agresividad y altas densidades de obreras (Bernard 1968, Hölldobler & Wilson 1990, Holway 1999, Human & Gordon 1996) (tabla 3). Así, aparece una distribución de las especies, con dos dominantes que se segregan, excepto en los árboles mayores (*Crematogaster scutellaris* y *Lasius brunneus*), y dos especies subordinadas (*Camponotus lateralis* y *Colobopsis truncatus*) que están relacionadas a una de las especies dominantes (a *Crematogaster scutellaris*) (figura 1). Las especies se agrupan en los árboles dependiendo de estas relaciones, pero además, como se puede predecir según biogeografía de islas, la riqueza en especies depende del tamaño del árbol, y por lo tanto cuando éste es lo suficientemente grande pueden aparecer hasta las 4 especies juntas (Basset & Kitching 1991, McArthur & Wilson 1967, Simberloff 1978) (tabla 4).

La relación entre *C. scutellaris*, *C. lateralis* y *C. truncatus* ha sido apuntada por diferentes autores desde el siglo XIX. Así, aunque *C. lateralis* y *C. truncatus* pueden aparecer sin *C. scutellaris*, esta última especie ejerce una gran atracción sobre las hembras fundadoras de ambas *Camponotus*. Se ha sugerido que *C. lateralis* y *C. truncatus*, que son miméticas cromáticas de *C. scutellaris*, usan las pistas de ésta para protegerse de los animales mirmecófagos, que son repelidos por esta especie agresiva (ver revisión en Baroni Urbani 1969).

En el presente trabajo se muestra como ambas especies de *Camponotus* están habitualmente asociadas a *C. scutellaris* y que con frecuencia, aunque no siempre, utilizan sus pistas tróficas (tabla 2). El mimetismo batesiano se encuentra en diversos invertebrados asociados a hormigas (arañas, hemípteros...), y también se ha encontrado entre otras especies de

hormigas subordinadas y sus dominantes (Baroni Urbani 1969, Greenslade & Halliday 1983). Lo que aún no está definido es si *C. scutellaris* obtiene alguna ventaja de esta relación o sólo la tolera cuando las colonias de *C. lateralis* y *C. truncatus* son pequeñas, y en general por tratarse de especies poco agresivas. En los encuentros agonísticos, *C. scutellaris* se muestra hostil con ambas *Camponotus* en una fase inicial. Estas aceptan las manifestaciones agresivas en la forma típica de las especies subordinadas (tabla 3). Después, las especies continúan patrullando juntas. En Doñana hemos encontrado incluso obreras de diferentes especies atendiendo el mismo grupo de áfidos.

Así pues, esta comunidad, como muchas otras comunidades de hormigas, recibe una fuerte influencia de la competencia interespecífica. Esto la hace particularmente sensible a perturbaciones del tipo de introducción de especies exóticas, que entren asimismo en dicha competencia (Suarez *et al.* 1998). Por ejemplo, la riqueza de las especies nativas va en proporción con el tamaño del árbol (tabla 4), sin embargo *L. humile* cambia esta correspondencia, porque ocupa en exclusiva árboles tanto pequeños como grandes. El hecho es que la variable que afecta la riqueza de especies nativas en mayor medida es la presencia de hormiga argentina (figura 2). En otros lugares invadidos por hormiga argentina, se han obtenido resultados similares, y así diferentes autores han implicado a la hormiga argentina como el agente principal de extinción local de las hormigas nativas, por encima de influencia de otras variables como el fuego, la fragmentación del hábitat o la presencia de vegetación exótica (De Kock *et al.* 1992, Suarez *et al.* 1998, Ward 1987).

HORMIGA ARGENTINA

Ya que las especies nativas no se ven afectadas por la proximidad de áreas humanizadas (tabla 4), la hormiga argentina debe desplazar a estas especies que constituyen una comunidad establecida. Esta situación se ha encontrado en otros muchos lugares infestados, donde ha desplazado a la mayoría de especies nativas, a otros artrópodos e incluso ha aparecido un impacto negativo sobre determinadas poblaciones de vertebrados (ver revisión en introducción general). El que está desplazando a especies de hormigas nativas se demuestra con el hecho de que desde el año 1992 hasta el 2000 ha ocupado 23 nuevos alcornoques, en los que habitaban dichas especies. Esta habilidad se ha explicado en base a su estructura social, sobre todo a la formación de grandes unicolonias (Human & Gordon 1997, Passera 1994) y a sus posibilidades competitivas, apoyadas en este caso por la elevada agresividad que mostró la especie, y que es característica de especies dominantes (Hölldobler & Wilson 1990, Human & Gordon 1996).

Por otro lado, se ha discutido como la invasión de una especie exótica, como *L. humile* en árboles, se puede considerar de forma paralela a la biogeografía de islas (basado en Southwood *et al.* 1982). La colonización de islas, o como en este caso de árboles, aparece como un proceso que depende del nivel migratorio de la especie y de la posibilidad de encontrar hábitats idóneos que permitan a la especie sobrevivir y reproducirse.

El nivel natural de migración de la hormiga argentina es más bien lento, ya que no presenta vuelos nupciales pero se dispersa por gemación. Sin embargo, al aprovecharse de los medios que el hombre le provee mediante sus vehículos (coches, barcos, trenes, aviones...), y cargas (comidas, ropas, ladrillos...) su expansión es en realidad tan rápida como el hombre la distribuye (Crowell 1968, Woodworth 1910).

En relación a los hábitats idóneos, se deben considerar los factores abióticos y los bióticos. En cuanto a los abióticos, los factores que parecen de mayor importancia para limitar el avance de la hormiga argentina, son las bajas temperaturas y la sequía prolongada (De Kock *et al.* 1992, Fellers & Fellers 1982, Forte 1956, Hertzner 1930, Holway 1999, Majer 1994, Suarez *et al.* 1998, Tremper 1976, Van Schagen *et al.* 1994, Ward 1987, Woodworth 1910). Respecto a los factores bióticos, por un lado *L. humile* ha dejado atrás en su hábitat original a parasitoides y depredadores que ejercen un control sobre sus poblaciones (Feener 2000). Por otro lado, se ha mostrado capaz de desplazar a las especies nativas, incluyendo las dominantes como *C. scutellaris* y *L. brunneus* (figura 2).

De cualquier manera, en lo que respecta a los hábitats sensibles a la invasión, las especies exitosas, como *L. humile*, son habitualmente generalistas y por tanto no están limitadas por los requerimientos del hábitat (Passera 1994). En este sentido, se ven beneficiadas por los lugares humanizados, así es que en general son especies antropófilas, fácilmente dispersadas por el hombre, quien de hecho constituye el principal agente de dispersión de la hormiga argentina. Así, esta especie es, como se puede predecir, abundante en árboles de los alrededores del Palacio de Doñana, pero ¿hasta qué punto depende de los hábitats perturbados por el hombre? y ¿cómo afectan estos lugares a las especies nativas?. Como se ha comentado previamente, la hormiga argentina fue descrita por Pisarski & Kulesza (1982) como eusinantrópica (categoría más estricta de especies antropófilas). Sin embargo, en otros lugares infestados a lo largo del mundo *L. humile* ha aparecido no sólo en áreas perturbadas sino también en zonas naturales (De Kock &

Giliomee 1989, Fellers & Fellers 1982, Cole *et al.* 1992, Suarez *et al.* 1998, Ward 1987).

En Doñana, la presencia de la hormiga argentina está negativamente correlacionada con la distancia al Palacio, pero no tanto como podría esperarse (tabla 4). Esto se debe a la existencia de un segundo foco de infestación localizado en un lugar donde hay un cercado en el que un lince herido permaneció varios años. Su alimento provenía del Palacio, y se constató como con frecuencia iba con hormigas argentinas, por lo que es probable que ésta fuera la forma de infestación. Posiblemente *L. humile* apareció en primer lugar en el Palacio, o cualquiera de los edificios adyacentes, y desde allí comenzó a dispersarse, pero no de forma radial, sino por la línea de la Vera sobre todo. Esto se piensa que se debe, en primer lugar a que los edificios que rodean al Palacio se encuentran principalmente en esta línea, en segundo lugar a que la Jaula del lince, aunque más alejada, también se localiza allí, y por último, la propia constitución de la Vera, ya que se trata de un amplio pastizal, y en este lugar con una relativa abundancia de alcornoques, por lo que el trasiego de hormigas de un árbol a otro puede verse facilitado, frente a la densa vegetación que aparece al oeste del Palacio.

Pero podría pensarse que si la hormiga argentina llegó hasta la Jaula del lince y se asentó, es por el continuo aporte de hormigas por el hombre. Si cesa este aporte ¿qué sucederá?. En 1994 el lince abandonó la jaula (Rafael Laffitte, comunicación personal), y por tanto cesó el aporte de hormigas desde el Palacio, sin embargo no se ha encontrado un retroceso de la especie, sino más bien al contrario, la hormiga argentina ha continuado dispersándose desde allí, colonizando nuevos alcornoques de los alrededores de la Jaula del lince e invadiendo por la línea de la Vera a más árboles de la zona de las Pajareras.

En el área estudiada, los alrededores del Palacio y la Jaula del lince son los lugares más infestados, pero en 1992 se encontró también un alcornoque aislado (590 metros de distancia al Palacio) con hormiga argentina. En él anidaba un milano negro (*Milvus migrans*), estas aves son poco estrictas en su alimentación, en realidad acuden con frecuencia a los vertederos, por lo que posiblemente su alimento esté a veces infestado por hormiga argentina. En esta época la hormiga argentina compartía el alcornoque con *C. lateralis* y *C. truncatus*, sin embargo en el año 2000, se encontró que únicamente quedaban hormigas argentinas y que 10 alcornoques más de los alrededores estaban completamente infestados por esta especie.

En relación a los caminos, en otros lugares invadidos, la penetración de la hormiga argentina en áreas naturales se encontró que dependía de las vías de acceso humanas, especialmente las asfaltadas. Así, en un gran área, los bordes internos, pueden ser tan peligrosos como los externos (De Kock & Giliomee 1989). En este sentido, en Doñana la distancia al camino más cercano no afecta a la presencia de hormiga argentina, ni a la riqueza de especies nativas (tabla 4). Pero el hecho es que aunque en el presente trabajo no se ha encontrado relación entre caminos y hormiga argentina, los lugares abiertos parecen facilitar la expansión de esta especie, así es que los caminos podrían ayudarla si contactan un lugar infestado con otro apropiado.

Por tanto, ¿qué es lo que hace que la hormiga argentina se encuentre mayoritariamente ligada al hombre?, ¿hasta que punto es una relación estricta?. Como se ha visto, *L. humile* es capaz de ocupar ambientes naturalizados una vez que ha llegado a ellos, por lo que puede que se concentre en los alrededores de los edificios no por tener especiales requerimientos de hábitat, sino por su modo de expansión, con el hombre como principal agente de dispersión.

El hecho es que se establecen continuas relaciones entre áreas naturales y humanizadas, no sólo por los animales que se alimentan de desechos humanos (milanos, zorros...), pero también por los numerosos visitantes, científicos, y guardas que patrullan el Parque. Esto hace pensar si existe alguna zona de Doñana fuera de la influencia humana.

CAPÍTULO 3.

COMPETENCIA POR INTERFERENCIA



“Guillermo, jefe de los proscritos, al igual que todos los mejores generales, prefería no preparar su plan de acción hasta haberse asegurado de cuál era el plan del enemigo.”

Richmal Crompton. *Guillermo el proscrito*

CAPÍTULO 3. COMPETENCIA POR INTERFERENCIA

INTRODUCCION

La competencia por interferencia se muestra como un fenómeno frecuente en formícidos, ya que hay numerosas referencias de comportamientos agresivos, que pueden derivar desde pautas ritualizadas (Greenslade 1975, Le Moli *et al.* 1984, Le Moli & Parmigiani 1982, Mercier *et al.* 1997, Powell & Tschinkel 1999) hasta auténticas batallas, incluso con aniquilación de la colonia más débil (Le Moli *et al.* 1984, Mabelis 1984, Savolainen & Vepsäläinen 1988). Auguste Forel dijo que "los mayores enemigos de las hormigas son otras hormigas, así como el mayor enemigo del hombre es otro hombre" (en Hölldobler & Wilson 1990).

En estos enfrentamientos agonísticos hay muchas variables que pueden determinar el resultado de la contienda. Desde las habilidades individuales, que incluyen por ejemplo: el tamaño de los individuos, la agresividad que muestren, las armas con las que constan o las estrategias que emplean; hasta las características coloniales, especialmente en lo que se refiere al tamaño de la colonia y la eficacia en el reclutamiento (Hölldobler & Wilson 1990).

En cuanto al carácter agresivo, este conlleva un coste elevado, especialmente en los animales potencialmente reproductores, puesto que una elevada agresividad puede llevar con frecuencia a contiendas, que pueden ocasionar daños al individuo, e incluso su muerte (Huntingford & Turner 1987). En las hormigas, las muertes tienen un valor cualitativo distinto, por la presencia de individuos reproductores y castas de obreras estériles. La pérdida de una obrera representa sólo un gasto de energía pero no la destrucción de un agente reproductivo. Además, si las obreras son pequeñas, como es el caso de la hormiga argentina y, en general, de las especies de hormigas introducidas, este valor energético disminuye (McGlynn 1999). En este sentido un alto grado de agresividad, que puede traer consigo muertes frecuentes por luchas, puede llegar a ser un elemento más en el repertorio adaptativo de la especie (Hölldobler & Wilson 1990, Human & Gordon 1996).

Así, el comportamiento agresivo en hormigas, parece ser un fenómeno relativamente extendido, incluso a veces dentro de las propias colonias, a pesar de la aparente armonía que tradicionalmente se asumía

(Araña 1887, Bouvier 1926). Se han encontrado comportamientos agresivos por motivos territoriales y de depredación, entre colonias de la misma (Tsuji 1988) o diferentes especies (Jones & Phillips 1987, Mabelis 1984, Parmigiani & Le Moli 1987), y también dentro de una misma colonia por adquirir hegemonía en la reproducción, entre hembras y entre machos (Kinomura & Yamauchi 1987, Monnin & Peeters 1999).

La jerarquía de dominancia entre las especies ofrece una oportunidad de analizar el papel del comportamiento agresivo y la competencia interespecífica en la estructura de las comunidades. Así, es posible hacer predicciones de abundancia relativa de las especies, según su lugar en la jerarquía, ya que por ejemplo, difícilmente podrán coexistir dos especies dominantes, a no ser que se distribuyan en el territorio de alguna manera (Greenslade & Halliday 1983, Holway 1999, Pisarski & Vepsäläinen 1989, Savolainen 1990).

OBJETIVOS

La hormiga argentina ocupa emplazamientos de los que excluye al resto de especies de formícidos (Chopard 1921, De Kock *et al.* 1992, Erickson 1971, Fluker & Beardsley 1970, Human & Gordon 1999, Tremper 1976). Este es el caso que se ha encontrado en el Parque Nacional de Doñana (capítulos 1 y 2), pero en los bordes de su distribución aparecen lugares en los que pueden producirse encuentros con otras especies. En ocasiones, se ha relacionado el éxito de la hormiga argentina (*Linepithema humile*) como invasora a su elevada agresividad. Así pues, se plantearon una serie de experimentos con el fin de determinar hasta que punto la agresividad de la especie y la competencia por interferencia juegan un papel en el avance de esta especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

Integrado en el estudio de la posible competencia por interferencia entre *L. humile* y especies nativas, se llevaron a cabo diferentes experimentos. Se han seguido tres acercamientos distintos: (1) Interacciones en cebos. (2) Enfrentamientos individuales “1-1” o en grupos “100-100”. (3) Luchas sobre el terreno. El primero y el último, consideran situaciones en las que las colonias muestran sus tácticas agresivas específicas para ocupar y defender ciertos recursos. El segundo, da mayor información sobre el carácter agresivo y los mecanismos de ataque y defensa de cada especie.

1. INTERACCIONES EN CEBOS

Descripción de la zona

Para los acercamientos 1) 2) y parte del 3), el trabajo se llevó a cabo en un pinar adyacente al Centro de Recepción de Visitantes "El Acebuche" de Doñana.

La vegetación del área de estudio está compuesta por pino piñonero (*Pinus pinea* 23,59% de cobertura), y sotobosque de matorral mediterráneo: *Cistus libanotis* 16,15%, *Cistus salvifolius* 10,3 %, *Lygos monosperma* 8,08%, *Rosmarinus officinalis* 6,96%, *Halimium halimifolium* 5,77%, *Lavandula staechas* 4,57%, *Thymus vulgaris* 1,53%, *Ulex minor* 0,71% y *Cistus albidus* 0,28%.

Metodología

Los alrededores del Centro de Recepción estaban completamente invadidos por hormiga argentina. En los bordes de su distribución, se observó que se producían interacciones entre dicha especie y las nativas de la zona. En este área de solapamiento, se colocaron 6 cebos de atún sobre una placa de plástico de 12 por 10 cm, en dos líneas separadas 4 metros y con una separación entre cebos asimismo de 4 metros. El atún es un cebo frecuentemente empleado en el estudio de las interacciones entre especies de hormigas terrestres (Andersen & Patel 1994, Human & Gordon 1999, Orr & Seike 1998, Perfecto & Snelling 1995, Savolainen & Vepsäläinen 1988, Torres 1984) y en experimentos previos en la zona, en los que se colocaron diferentes tipos de alimentos, se encontró que a él acudían todas las especies que eran atraídas por los distintos cebos.

Los cebos son una herramienta habitual en el estudio de los encuentros agonísticos (Cerdá *et al.* 1998a, Czechowski 1985, Holway 1999, Human & Gordon 1996, Savolainen & Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen & Savolainen 1990). Esto se debe a que bajo condiciones naturales, en el nivel individual las obreras usualmente se encuentran e inmediatamente se separan. A veces, la especie más agresiva ataca a la otra, pero estos intentos no son habitualmente exitosos (Czechowski 1985, Jones & Phillips 1987). Por el contrario, cuando el número de oponentes aumenta, como pasa en las fuentes de alimento de alta calidad tal como los cebos, la posibilidad de escape o de evitarse disminuye y las agresiones y luchas intra- e interespecíficas se hacen habituales (Cerdá *et al.* 1998a, Holway 1999, Levings & Traniello 1981, Savolainen & Vepsäläinen 1989, Phillips *et al.* 1986).

El trabajo se realizó en 3 días alternos/mes, en mayo, julio y septiembre de 1990. De cada cebo se hicieron focalizaciones continuas de 10 minutos cada hora, desde la salida del sol hasta el ocaso. Por tanto, en mayo y septiembre las observaciones se realizaron de 9 de la mañana a 8 de la tarde y en julio de 8 de la mañana a 9 de la tarde, de forma ininterrumpida.

En las focalizaciones se señalaron: las especies de hormigas sobre los cebos, número de individuos y cualquier interacción que se produjera entre ellos. Se diferenciaron los siguientes tipos de focalizaciones: (A) cuando había una única especie sobre el cebo, (B) cuando había dos o más especies pero no se observaban interacciones agresivas, (C) cuando había dos o más especies sobre el cebo y se producían interacciones agresivas, y (D) cuando el cebo permanecía vacío los 10 minutos.

Las pautas de comportamiento que se detectaron en ésta y en las siguientes series de experimentos, fueron las descritas en el capítulo anterior, es decir: (1) Pautas agresivas, que incluyen ataque físico, ataque químico y amenaza. (2) De sumisión, que incluyen huida y posición pupal. (3) Indiferencia y (4) Provoca respuesta.

2. ENFRENTAMIENTOS INDIVIDUALES O EN GRUPO

Los enfrentamientos individuales o en grupos entre hormigas, son pruebas habituales en la literatura para comprobar la agresividad, con diferentes fines (reconocimiento, territorialidad, como herramienta taxonómica...) (Bhatkar 1988, Carlin & Hölldobler 1989, Fluker & Beardsley 1970, Holway 1999, Jaffe & Sanchez 1984, Jones & Phillips 1987 y 1989, Le Moli & Mori 1986, Le Moli *et al.* 1984, Le Moli & Parmigiani 1981, Mercier *et al.* 1997, Vienne *et al.* 1992).

Los experimentos con cebos, llevados a cabo sobre el terreno, al implicar un elevado número de variables difícilmente permiten extraer conclusiones concretas sobre el nivel de agresividad de *L. humile* cuando se enfrenta a cualquiera de las especies nativas en condiciones de igualdad, tanto numérica como de estímulos, por ejemplo en cuanto a defensa de recursos.

Por todo ello, se programaron dos series de experimentos en los que se enfrentaron obreras de diferentes especies. En el primero se realizaron enfrentamientos de obreras 1 a 1, y en el segundo de 100 a 100 individuos de cada especie, con la siguiente metodología:

a) Enfrentamientos 1-1

Se realizaron pruebas de agresividad, enfrentando dos obreras de diferentes especies, en cajas de Petri de 9 cm de diámetro y 1,3 cm de altura. Las observaciones fueron constantes durante 5 minutos y, con la ayuda de una grabadora, se registraron todos los encuentros agonísticos, señalando cuál de las especies iniciaba el encuentro y la pauta de comportamiento de ambos individuos.

Los enfrentamientos se llevaron a cabo entre *Linepithema humile* y las especies de mayor frecuencia en los cebos del anterior experimento: *Pheidole pallidula*, *Aphaenogaster senilis*, *Tapinoma nigerrima* y *Cataglyphis floricola*.

Se hicieron 30 réplicas del experimento entre cada pareja de especies. En cada réplica se utilizaron diferentes individuos. Las pruebas se llevaron a cabo en junio y julio de 1991 entre las 9:30 y 11 de la mañana y las 17 y las 20 de la tarde.

b) Enfrentamientos 100-100

En segundo lugar, se realizaron enfrentamientos de 100-100 obreras de *L. humile* frente a *P. pallidula*, y frente a *A. senilis*. En estos experimentos por tanto, se encuentra el estímulo de la presencia de coespecíficos, pero las fuerzas están igualadas en cuanto a número de oponentes. Se han tomado dos casos: cuando los oponentes son de tamaño similar (*L. humile* vs *P. pallidula*) y cuando tienen tamaños diferentes (*L. humile* vs *A. senilis*) (tabla 2). Además, estas especies coinciden con las que intervienen en la serie siguiente de observaciones (“Luchas sobre el terreno”).

En este caso, se introdujeron 200 obreras (100 de cada especie) en cajas de PVC de 18*14*8 cm, poniendo en los bordes Fluon® para evitar su fuga. En una hora de observación por experimento, cada 5 minutos se contaba el número de peleas y el número de supervivientes de cada especie. Se repitió el experimento en 4 ocasiones en los enfrentamientos entre *L. humile* vs *P. pallidula*, y en dos ocasiones en los de *L. humile* vs *A. senilis*.

3. LUCHAS SOBRE EL TERRENO

Las observaciones se llevaron a cabo: (1) En el pinar del Centro de Recepción de “El Acebuche”, ya descrito. (2) En los alrededores de la “Casa del Martinazo”. Esta es una casa de guardas, situada en el interior de la Reserva Biológica de Doñana, en la línea de la Vera (franja de pastizal que separa la zona de matorral de la marisma). (3) En los alrededores de “La jaula del linco”, localidad descrita en el capítulo anterior.

Se describen los resultados de:

- a) Observaciones fortuitas de enfrentamientos entre *L. humile* y *A. senilis*.
- b) Encuentros agonísticos inducidos mediante cebos, entre colonias de *L. humile* y de *P. pallidula* o *A. senilis*.

RESULTADOS

1. INTERACCIONES EN CEBOS

Los 6 cebos colocados fueron utilizados en un momento u otro, por todas las especies más abundantes (*L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima*, *A. senilis* y *C. floricola*), excepto el cebo 1 que nunca fue utilizado por *T. nigerrima*.

Durante el experimento, acudieron 7 especies de hormigas a los cebos (tabla 1). Dos de ellas (*C. lateralis* y *M. maroccanus*) aparecieron con una frecuencia muy baja, por lo que las observaciones obtenidas no se consideran relevantes y los resultados siguientes se limitan al resto de especies registradas.

	INDIVIDUOS	FOCALIZACIONES
<i>Linepithema humile</i>	7318	245
<i>Cataglyphis floricola</i>	240	121
<i>Pheidole pallidula</i>	2821	97
<i>Aphaenogaster senilis</i>	174	45
<i>Tapinoma nigerrima</i>	889	41
<i>Camponotus lateralis</i>	3	3
<i>Messor maroccanus</i>	3	3

Tabla 1. Total de individuos registrados, y número de focalizaciones de 10 minutos en los que apareció cada especie (Total=684 focalizaciones, en los 6 cebos).

Las 5 especies analizadas presentan diferentes tipos de colonias, así como distintas estrategias de recolección de alimento (tabla 2).

ESPECIE	TAMAÑO OBRERA	TAMAÑO COLONIA	RECLUTAMIENTO	ALIMENTACION
<i>L. humile</i> (*)	2,1-2,6 mm	+ 1000 individuos	masa	omnívora (afidícola)
<i>P. pallidula</i> (*)	1,6-2,6 mm	+ 1000	masa	omnívora (granívora)
<i>T. nigerima</i> (**)	2,8-5,1 mm	+ 1000	masa	omnívora (afidícola)
<i>A. senilis</i> (***)	6,4-7,7 mm	Unos cientos	grupo	omnívora
<i>C. floricola</i> (****)	5,4-6,7 mm	Unos cientos	no recluta	pétalos + insectívora

Tabla 2. Tamaño de las obreras y de la colonia, tipo de reclutamiento y alimentación, de las especies más abundantes en cebos. Los tipos de alimentación entre paréntesis indican una predilección por dicho nutriente. (*) Bernard 1968; (**)Cerdá *et al.* 1989; (***) Gómez & Espadaler 1996; (****) Tinaut 1993 y Cerdá *et al.* 1996b.

Se realizaron un total de 684 focalizaciones de 10 minutos sobre cebos, de las cuales en 393 el cebo se encontró ocupado únicamente por una especie (Clase A). En 20 ocasiones el cebo fue ocupado por dos o más especies, pero no se detectaron encuentros agonísticos (Clase B). En 53 de las focalizaciones el cebo fue igualmente ocupado por dos o más especies, pero en este caso sí se produjeron agresiones (Clase C). Por último, en 218 de las focalizaciones no apareció ninguna especie de hormiga (Clase D). Las frecuencias de las 4 clases señaladas son diferentes significativamente, con respecto de una distribución equiprobable ($\chi^2=515,90$, $p<0,001$).

La clase de focalización que aparece con más frecuencia es la A, por tanto las hormigas no suelen compartir los cebos. El menor valor es el de B, en cuyo caso, no sólo no suelen compartir los cebos sino que cuando lo hacen en la mayoría de los casos (72,6%) se producen interacciones agresivas. La clase D, es decir las focalizaciones realizadas sin que apareciera ninguna especie de hormiga, también tiene una frecuencia relativa elevada (31,9%).

Considerando las clases descritas, aparecen frecuencias de individuos diferentes sobre cebos para todas las especies (tabla 3).

	<i>L. humile</i>	<i>P. pallidula</i>	<i>T. nigerrima</i>	<i>A. senilis</i>	<i>C. floricola</i>
CLASE A	N=191 36,8 ± 51,1	N=54 39,3 ± 44,8	N=28 30,7 ± 31,6	N=11 2,0 ± 2,0	N=108 1,9 ± 1,7
CLASE B	N=15 2,3 ± 2,2	N=11 2,7 ± 1,6	N=4 1,0 ± 0,0	N=8 1,5 ± 0,7	N=6 1,5 ± 0,5
CLASE C	N=39 6,1 ± 13,1	N=32 20,8 ± 33,3	N=9 2,8 ± 1,9	N=26 5,4 ± 7,3	N=7 2,6 ± 2,9

Tabla 3. Frecuencia de observaciones con la que aparece cada especie por clase descrita (N) y media \pm desviación típica de individuos sobre el cebo. Clase A=una sola especie sobre el cebo; B=dos o más especies sin interacciones agresivas; C=dos o más especies, con interacciones agresivas.

Para la clase A, se encuentra una media elevada de individuos sobre cebos, en las especies que presentan reclutamiento en masa (*L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima*). Para la clase B, los valores de medias de individuos son mucho menores, que para la clase A, incluso para las especies con reclutamiento en masa. Por lo tanto, cuando solapan dos o más especies en un cebo y no se producen interacciones agresivas, es únicamente cuando aparecen pocos individuos. Para la clase C, en general la media y el máximo de individuos es mayor que en B, por tanto cuando ocupan el cebo dos o más especies con un número mayor de individuos siempre se van a producir interacciones agresivas (La clase A es diferente de la B y de la C de forma significativa, Test U de Mann-Whitney con probabilidad $p < 0,005$, para todas las especies con reclutamiento en masa).

INTERACCIONES AGONÍSTICAS ENTRE ESPECIES

Considerando sólo las focalizaciones de la clase C, el número de encuentros agonísticos en los que intervino cada especie, son: *A. senilis*=265, *P. pallidula*=255, *L. humile*=252, *T. nigerrima*=95 y *C. floricola*=20.

Se encontró que las especies modificaban su comportamiento según el número de individuos de su colonia sobre el cebo, además de según si iniciaban el enfrentamiento o actuaban como receptoras (tabla 4).

	AGRESION (ACCION)	AGRESION (RESPUESTA)	SUMISION (RESPUESTA)	SUMISION (ACCION)
<i>L. humile</i>	38,7 ± 43,8 N=124	8,3 ± 8,8 N=9	8,6 ± 16,4 N=69	3,5 ± 0,7 N=2
<i>P. pallidula</i>	58,6 ± 37,6 N=55	65 ± 49,5 N=2	14,6 ± 18,4 N=146	1 ± 0 N=2
<i>T. nigerrima</i>	3,2 ± 3,1 N=8	1 ± - N=1	1,4 ± 0,6 N=69	1 ± 0 N=2
<i>C. floricola</i>	N=0	N=0	2,6 ± 2,5 N=17	N=0
<i>A. senilis</i>	12,6 ± 8,6 N=148	3,6 ± 1,5 N=8	2,5 ± 1,6 N=93	N=0

Tabla 4. Frecuencia de observaciones (N) y media \pm desviación típica de los individuos sobre cebo de cada especie, cuando efectuaban pautas de agresión (ataque químico, ataque físico o amenaza), o de sumisión (huida), bien como acción o como respuesta.

En las acciones, las especies en general agreden más cuando hay más individuos de su especie sobre el cebo, y huyen más cuando hay menos, con la salvedad de *C. floricola* que nunca muestra agresiones. Las abundancias de individuos sobre cebos según agredan o huyan, son diferentes significativamente ($\chi^2=31,73$; $p=0,0015$). En las respuestas, aunque se observan diferencias similares, las diferencias no son significativas ($p>0,05$).

El comportamiento de las especies también es distinto según inicien la acción o sean receptoras. Así la especie que inicia la acción suele mostrarse agresiva, mientras que la especie que recibe la acción suele, aunque no siempre, mostrar una actitud de sumisión ($\chi^2=13,20$; $p=0,01$). Este hecho queda reflejado en el número de observaciones de Acción o Respuesta con agresiones (con el total de las especies $N=335$ y $N=20$, respectivamente) y de Acción o Respuesta con huida ($N=6$ y $N=394$, respectivamente). De cualquier manera, el que una especie inicie un encuentro o sea la receptora, se relaciona también con el número de coespecíficos sobre el cebo, ya que para todas las especies, se encontró una media de individuos sobre cebo diferente según iniciase la acción (media= $30,8 \pm 40,3$) o fueran las receptoras (media= $8,08 \pm 4,5$). Estos valores son diferentes de forma significativa (U de Mann-Whitney=43798, $p=0,0000$).

La pauta de agresión más empleada, en general para todas las especies, es el ataque físico (90,98%). La única especie que realizó ataques de tipo químico en estos experimentos, fue *L. humile* al enfrentarse a *T. nigerrima*,

pero con una frecuencia menor a los ataques físicos, sólo en 5 ocasiones. La pauta de sumisión registrada en todos los casos es la huida. Únicamente se registraron 10 casos de muertes: en 4 ocasiones *A. senilis* mató a sendas obreras de *L. humile* y 6 casos de muerte de *P. pallidula*, también por *A. senilis*.

REEMPLAZAMIENTOS DE LAS ESPECIES SOBRE CEBOS

Se observaron sustituciones predecibles de las especies según sus ritmos de actividad (en el próximo capítulo se analizan los ritmos de actividad diarios y estacionales de estas especies). Así los cebos eran ocupados por la mañana y la tarde por especies como *L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima* o *A. senilis*, siendo reemplazadas por *C. floricola* a medio día. Estas sustituciones no solían implicar interacciones agresivas.

Como ejemplo, se proporcionan los datos del cebo 3, en la tabla 5. Se observa cómo en los tres días de mayo ocupan el cebo: por la mañana y por la tarde *T. nigerrima* y en las horas más calurosas *C. floricola*. En julio, el primer día ocupa el cebo por la mañana *L. humile*, en las horas centrales *C. floricola* y por la tarde *P. pallidula*. El segundo día el cebo comienza siendo ocupado de nuevo por *P. pallidula*, que es sustituida por *C. floricola* en las horas más calurosas. Por la tarde retornan las obreras de *P. pallidula*, que son expulsadas mediante interacciones agresivas por *L. humile*. El tercer día el cebo lo ocupa *L. humile* por la mañana y tarde, y en las horas centrales *C. floricola*. En los tres días de septiembre, sólo se encuentran sobre el cebo *L. humile*, que lo abandona únicamente en las horas más calurosas.

Por tanto, en este cebo se encuentran: (1) Sustituciones previsibles según la hora del día, así *C. floricola* ocupa los cebos en las horas más calurosas, y las otras especies se retiran. (2) Sustituciones igualmente previsibles según la temporada, así *T. nigerrima* aparece únicamente en el mes de mayo y luego desaparece. (3) Sustituciones diarias por interacciones agresivas. De esta manera, en el segundo día de julio *P. pallidula* es expulsada del cebo por *L. humile*. (4) Desplazamiento de las especies, que no se corresponde con los ritmos naturales, ya que en el último mes únicamente se encuentra *L. humile*.

Con respecto a la sustitución agresiva de *P. pallidula* por *L. humile*, en menos de una hora la hormiga argentina, que en un primer momento no se encontraba sobre el cebo, formó una ancha pista haciendo retroceder en poco tiempo a *P. pallidula* a su nido, por lo que en realidad no se produjeron muchas luchas. La hormiga argentina no sólo ocupó el cebo, sino que llegó a introducirse en el interior del nido de *P. pallidula*, pudiendo observarse como en poco tiempo

HORA	MAYO							JULIO									SEPTIEMBRE		
	D1		D2		D3			D1			D2				D3		D1	D2	D3
	TNIG	CFLO	TNIG	CFLO	TNIG	CFLO	ASEN	LHUM	CFLO	PPAL	PPAL	CFLO	LHUM	MMAR	LHUM	CFLO	LHUM	LHUM	LHUM
8								-	-	-	40	-	-	1	-	-			
9	2	-	11	-	7	-	-	90	-	-	63	-	-	-	12	-	6	-	30
10	56	-	-	-	7	-	-	1	-	-	-	-	-	-	16	-	200	3	140
11	52	-	13	-	6	-	-	-	-	-	28	2	1	-	-	-	200	7	200
12	42	-	4	-	7	-	1	-	1	-	4	-	-	-	-	2	100	6	200
13	58	-	8	-	10	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	3	38	-	120
14	20	-	8	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-	-	2	2	-	100
15	-	1	-	1	-	1	-	-	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	50
16	-	-	8	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
17	14	-	9	-	28	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
18	62	-	12	-	50	-	-	-	5	-	5	2	-	-	1	-	2	-	-
19	128	-	8	-	58	-	-	-	2	2	4	-	-	-	1	-	22	2	6
20	84	-	12	-	82	-	-	-	-	65	70	-	-	-	3	-	15	14	26
21								-	-	150	-	-	100	-	10	-			

Tabla 5. Frecuencia máxima/hora de individuos sobre cebos, para cada día. TNIG=*T. nigerrima*; CFLO=*C. floricola*; ASEN=*A. senilis*; LHUM=*L. humile*; PPAL=*P. pallidula*; MMAR=*M. marocanus*.

salían obreras de *L. humile* con larvas de la especie nativa. Al día siguiente en este nido sólo se observaron entradas y salidas de hormiga argentina, habiendo desaparecido *P. pallidula* de la zona. En otra ocasión, esta vez en septiembre, se observó una situación idéntica a la anterior, con sustitución agresiva del cebo de *P. pallidula* por *L. humile*, que llegó a ocupar el nido de la primera especie. Estas observaciones llevaron a realizar los experimentos que se describen a continuación en el punto “Luchas sobre el terreno”, y en el ANEXO 2. Sin embargo, en otras dos ocasiones se encontró que había escarceos entre *L. humile* y *P. pallidula*, aunque entonces estaban implicadas un menor número de obreras de ambas especies, y que terminaban por abandonar las hormigas argentinas y hacerse las dueñas del cebo *P. pallidula*.

Únicamente se encontró otra situación de expulsión con agresiones de un cebo ocupado por otra especie. En este caso, sobre el cebo se encontraban seis obreras de *A. senilis*, lo que en esta especie ya puede denotar inicio de reclutamiento, especialmente porque mostraban un comportamiento muy agresivo. Pero la hormiga argentina comenzó a tratar de entrar en el cebo, y a pesar de que *A. senilis* incluso llegó a matar a algunas obreras de la especie introducida, finalmente tiene que terminar por cederlo. Sin embargo, en otras dos ocasiones se comprobó como *A. senilis* era capaz de defender el cebo incluso frente a especies de reclutamiento en masa. Así, una vez mantuvo el cebo defendiéndolo activamente contra bastantes obreras (unas 40) de *P. pallidula* que trataban de tomar comida. Y en otra ocasión se encontró una situación parecida, pero en este caso contra *L. humile*.

De cualquier manera, las únicas ocasiones en que se encontró que un cebo ocupado por un gran número de obreras eran reemplazadas por otra especie, fue siempre la hormiga argentina la que desplazó a la especie inicial (en dos ocasiones *P. pallidula* y en una ocasión *A. senilis*). Entre las especies nativas se producían luchas, pero si el cebo estaba inicialmente ocupado por un gran número de obreras, aunque hubiese otra especie tratando de coger comida y mostrando un comportamiento agresivo, nunca consiguió expulsar a la inicial, ya se tratase de *A. senilis*, *T. nigerrima* o *P. pallidula*.

En cuanto a sustituciones estacionales en los cebos, en la tabla 6 se muestra el porcentaje de cebos ocupados por las distintas especies en los diferentes meses. Se observa cómo los cebos, que en primera instancia son ocupados de forma bastante homogénea por las distintas especies, en el último mes se ocupan mayoritariamente por *L. humile* (81,9%). Este hecho no se relaciona de forma directa con los ritmos de actividad estacional ni de *L.*

humile ni en general del resto de las especies (ver ritmos en capítulo siguiente), por lo que podría estar indicando un proceso de expansión de la especie introducida.

	<i>L. humile</i>	<i>P. pallidula</i>	<i>T. nigerrima</i>	<i>A. senilis</i>	<i>C. floricola</i>
MAYO	29,20	27,43	18,58	7,96	14,15
JULIO	36,36	14,09	0,45	7,72	40,00
SEPTIEMBRE	81,96	4,97	0,00	9,01	2,45

Tabla 6. Porcentaje de cebos ocupados por especie al mes (independientemente del número de obreras), considerando el total de focalizaciones (684).

2. ENFRENTAMIENTOS INDIVIDUALES O EN GRUPO

a) Enfrentamientos 1-1:

En los enfrentamientos individuales llevados a cabo entre *L. humile* y las especies de mayor presencia en cebos del experimento anterior, se obtienen las siguientes interacciones (total=30 pruebas/pareja de especies): 187 interacciones en *L. humile* vs *C. floricola*, 174 vs *A. senilis*, 107 vs *T. nigerrima*, y 75 vs *P. pallidula*.

Las pautas de comportamiento detectadas son las descritas en metodología, habiéndose encontrado un uso diferente según la especie (tabla 7):

* Ataque químico: Únicamente aparece en *L. humile* y con mayor frecuencia al enfrentarse a las especies de mayor tamaño: *C. floricola* y *A. senilis* (87,1% de ataques químicos sobre estas especies).

* Ataque físico: Es la pauta de comportamiento agresivo más frecuentemente empleada por todas las especies. Hay que señalar que especies como *C. floricola* que nunca mostró comportamientos agresivos en los cebos, sin embargo aquí sí lleva a cabo agresiones, aunque rara vez iniciando la acción, sino más bien como respuesta a un comportamiento agresivo. Por otro lado, especies que se mostraban fuertemente agresivas a la hora de defender el cebo, como *A. senilis*, en estas pruebas no aparecen tan agresivas.

* Amenaza: La amenaza es en la mayoría de los casos más empleada como respuesta que como acción. Es de señalar el gran uso que hace de esta pauta *L. humile* contra *C. floricola*, normalmente como respuesta a los “Provoca Respuesta” de la otra.

* Indiferencia: También se emplea más como respuesta que como acción. En la mayoría de los casos emplea más *L. humile* esta pauta que su oponente.

* Huida: Pauta habitual que se emplea como respuesta.

* Posición pupal: Se ha encontrado únicamente en *P. pallidula* y en *A. senilis*.

		TQ	TF	A	I	H	PP	PR
<i>L. humile</i> vs <i>P. pallidula</i>	A	0	8	3	6	0	0	11
	R	0	9	3	21	12	0	2
	A	0	23	5	1	0	0	18
	R	0	9	8	4	3	4	0
<i>L. humile</i> vs <i>T. nigerrima</i>	A	6	23	9	0	0	0	21
	R	2	1	10	10	24	0	1
	A	0	12	1	3	0	0	32
	R	0	9	4	5	34	0	7
<i>L. humile</i> vs <i>C. floricola</i>	A	12	24	5	6	0	0	17
	R	15	21	61	19	7	0	0
	A	0	3	0	2	0	0	118
	R	0	9	7	3	45	0	0
<i>L. humile</i> vs <i>A. senilis</i>	A	11	18	10	10	0	0	12
	R	16	5	21	32	39	0	0
	A	0	1	5	15	0	0	92
	R	0	4	6	13	32	6	0

Tabla 7. Frecuencia de uso de cada pauta por *L. humile* y especies nativas, en los 30 enfrentamientos por parejas. TQ=Ataque químico; TF=Ataque físico; A=Amenaza; I=Indiferencia; H=Huida; PP=Posición pupal; PR=Provoca respuesta; A=Acción; R=Respuesta.

Analizando el porcentaje de pautas agresivas y de sumisión entre las diferentes parejas de especies (figura 1) se observa que: (1) Cuando *L. humile* se enfrenta a *P. pallidula*, esta última especie es significativamente más agresiva (Test de porcentajes, $p=0,0108$). (2) Con el resto de especies, la hormiga argentina es de forma significativa más agresiva que su oponente, y siempre presenta más pautas de agresión que de sumisión (más del 50% de las pautas son de agresión, incluso cuando se enfrenta a *P. pallidula*) (Test de porcentajes: entre agresiones de *L. humile* vs *T. nigerrima* $p=0,0101$; *L. humile* vs *C. floricola* $p<0,0001$; *L. humile* vs *A. senilis* $p=0,0005$).

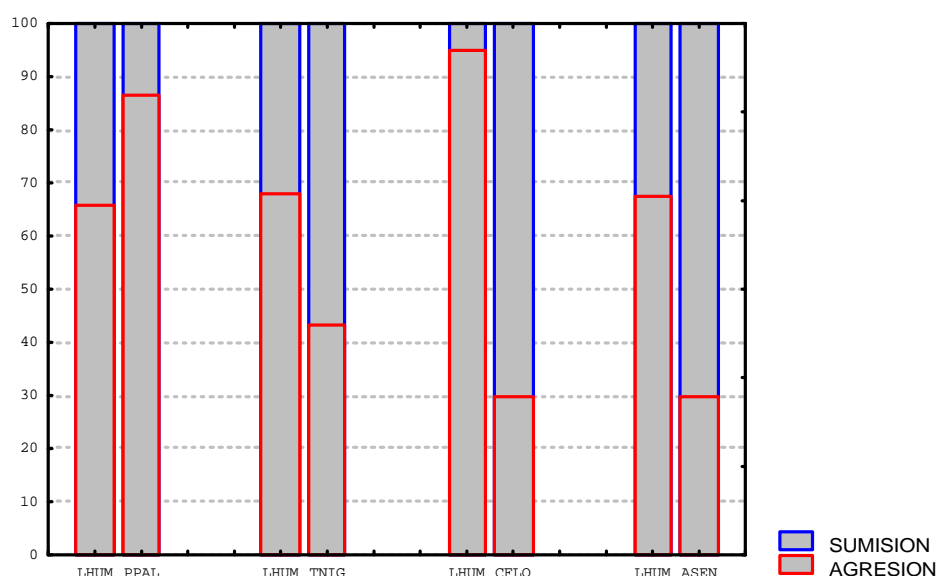


Figura 1. Porcentaje de pautas de agresión y de sumisión para cada pareja de especies, enfrentadas 1-1 obreras.

En cuanto a la agresividad de las especies nativas, ya se ha dicho como *P. pallidula* es muy agresiva al enfrentarse a *L. humile* (86,5% de las pautas son agresivas). A continuación, *T. nigerrima* aparece como algo más agresiva que las dos especies restantes al enfrentarse a *L. humile*, aunque el número de pautas agresivas es menor al de las pautas de sumisión (menos del 50% de las pautas son de agresión). *C. floricola* y *A. senilis*, se muestran como sumisas frente a *L. humile*, a pesar de la diferencia del tamaño de las obreras. La hormiga argentina siempre muestra un mayor porcentaje de pautas de agresión que de sumisión (>50%).

b) Enfrentamientos 100-100

En los enfrentamientos realizados entre 200 obreras -100 de cada especie- (tabla 8), se obtiene que el número de peleas es muy elevado en el caso de los enfrentamientos *L. humile* vs *P. pallidula* (media=182, desviación típica=62,9), en comparación al número de peleas con *A. senilis* (media=25,5, desviación típica=13,4). A lo largo de toda la hora, en todas las pruebas *L. humile* vs *P. pallidula*, se producían peleas, mientras que en los enfrentamientos con *A. senilis*, tras unos primeros momentos en los que se producían más agresiones, esta última especie tendía a formar grupos, en los que las obreras quedaban prácticamente inmóviles, por lo que ni se producían peleas, ni provocaban de otra manera agresividad por parte de *L. humile*.

VIVAS/PRUEBAS	<i>L. humile</i>	<i>P. pallidula</i>	Peleas
1	36	4	123
2	40	16	147
3	63	21	192
4	60	11	266
	<i>L. humile</i>	<i>A. senilis</i>	Peleas
1	63	100	35
2	65	100	16

Tabla 8. Número de supervivientes de cada especie al finalizar la prueba (en una hora), así como total de peleas, cuantificadas de 5 en 5 minutos.

En cuanto a las supervivientes, en los tests de grupos la diferencia en el tamaño de ambas especies condiciona los resultados. Al enfrentarse *L. humile* en igualdad numérica a *A. senilis*, especie mayor que ella, sale claramente perjudicada frente a su oponente (media de muertes=36 \pm 1,4, frente a 0 muertes de *A. senilis*). Sin embargo, al enfrentarse *L. humile* a *P. pallidula*, con obreras de tamaño similar, el número de muertes es más parecido, aunque aparece como perdedora *P. pallidula* (media de muertes de *L. humile*=50,2 \pm 13,7; media de muertes de *P. pallidula* =87 \pm 1,4).

3. LUCHAS SOBRE EL TERRENO

a) Observaciones fortuitas de enfrentamientos entre *L. humile* y *A. senilis*.

En dos ocasiones (julio de 1991), en la casa de “El Martinazo” y en los alrededores de “La Jaula del lince” se pudo observar como *L. humile* expulsaba a *A. senilis* de sus nidos. En ambos casos, se encontraron

emigraciones desordenadas de la reina de *A. senilis*, obreras, machos y larvas. Se observó como formaban grupos que eran atacados por *L. humile*, toda una noche, hasta que se constataba la muerte de la reina y de la mayoría de las obreras del nido.

En las mismas fechas y en una de las zona ("El Martinazo") se siguió un caso de emigración natural de *A. senilis*, para comparar el comportamiento con las anteriores emigraciones provocadas por la hormiga argentina. En esta emigración se encontró que los componentes de la colonia (reina, obreras, sexuados, larvas), a diferencia de los casos anteriores, se trasladaban de forma ordenada (en una pista) a un nuevo nido, durando todo el proceso aproximadamente una hora.

Por último, se intentó un encuentro, mediante cebos, entre una colonia de *L. humile* y de *A. senilis* en "El Martinazo", con el fin de constatar si la especie introducida atacaba la colonia de la nativa. En este caso, se produjeron escarceos entre ambas especies, de forma que *L. humile* ocupó los cebos y llegó a controlar la entrada del nido de *A. senilis*, evitando la salida de obreras. Esta situación se mantuvo hasta las 22.00 horas que se abandonó la observación, y a la mañana siguiente aún continuaba. Sin embargo, por la tarde de ese día el nido de *A. senilis* presentaba una actividad normal, había ocupado el cebo, y *L. humile* había abandonado la zona.

b) Encuentros agonísticos inducidos mediante cebos, entre colonias de *L. humile* y de *P. pallidula* o *A. senilis*.

En el pinar de "El Acebuche" se realizaron tres experimentos, provocando encuentros en cebos entre *L. humile* y *P. pallidula*. Todos los experimentos se iniciaron colocando cebos intermedios entre colonias de *L. humile* y de *P. pallidula*, hasta que ambas especies contactaban. En los primeros momentos *P. pallidula* intentaba defender los cebos, pero ante la superioridad numérica de *L. humile*, los abandonaban sin demasiada lucha. *L. humile* siempre siguió a *P. pallidula* en su retirada hasta sus colonias, y se introdujo en ellas, constatando en los días siguientes como *P. pallidula* había abandonado la zona.

Estos encuentros entre *L. humile* y *P. pallidula* o *A. senilis*, se detallan en el ANEXO 2.

DISCUSIÓN

En las focalizaciones realizadas sobre los cebos (“Interacciones en cebos”), se encontró que las distintas especies de hormigas no solían compartir los cebos, sino que cuando dos o más especies coincidían, generalmente se producían encuentros agonísticos (72,6%, tabla 3).

De las 7 especies que aparecieron sobre los cebos (tabla 1), las más abundantes son *L. humile* y como especies nativas: *P. pallidula*, *T. nigerrima*, *A. senilis* y *C. floricola*. Son todas especies abundantes en la Península Ibérica (Bernard 1968, Carpintero *et al.* 2001), con la excepción de *C. floricola*, que parece estar restringida a la porción terminal de la desembocadura del Guadalquivir (Tinaut 1993).

Estas especies, según los resultados, pueden incluirse en los diferentes niveles jerárquicos. Así, *C. floricola*, pertenecería al nivel inferior, ya que nunca mostró un comportamiento agresivo, sino que cuando se encontraba con otra especie sobre los cebos, siempre tendía a huir (tabla 4). La agresividad de las especies suele relacionarse con el tipo de alimento y la estructura social de las colonias. Así, las colonias pequeñas evitarán conflictos con mayor frecuencia que las de elevadas densidades de obreras. En cuanto al alimento, cuanto mayores sean los recursos y/o más estacionarios, mayor probabilidad de que se produzca competencia por interferencia (Cerdá *et al.* 1998b, Holway 1999, Levings & Traniello 1981, Phillips *et al.* 1986, Savolainen & Vepsäläinen 1989). En el caso de *C. floricola*, se trata de una especie cuya dieta está compuesta principalmente por pequeños insectos muertos distribuidos aleatoriamente, típico de recolectoras solitarias. Asimismo, y de forma inusual para el género, recolecta una alta proporción de pétalos de la cistácea *Halimium halimifolium*, lo que representa un recurso estacional (Cerdá *et al.* 1992, 1994 y 1996b). Las colonias de esta especie son pequeñas y, por todo ello, sería muy costoso mostrar agresiones contra sus vecinos y defender un territorio (Huntingford & Turner 1987, Levings & Traniello 1981).

El resto de las especies nativas, se incluyen en el siguiente nivel jerárquico, así defienden no sólo sus nidos, sino también sus fuentes de alimento. Todas las especies reclutan congéneres para este fin, *P. pallidula* y *T. nigerrima*, en masa, formando pistas tróficas (Cerdá & Retana 1988), y *A. senilis* en grupo (Cerdá *et al.* 1988, Gómez & Espadaler 1996). La especie que ocupe antes el cebo con un mayor número de individuos, será la que se lo quede, no habiendo encontrado ningún caso, entre las especies nativas, que un cebo ocupado por una especie fuera arrebatado por otra de forma

agresiva. En todas estas especies hay distintas variables que favorecen el éxito en la defensa del alimento: la habilidad a la hora de encontrar dicho alimento, la distancia al nido, el tamaño de la colonia y la eficacia reclutando (Eldridge & Traniello 1981).

El sistema de que “el primero que ocupa el recurso es el que se lo queda” se ha descrito para otras especies de animales, incluidas otras de hormigas (Maynard Smith & Parker 1976, Torres 1984). Hölldobler & Wilson (1990) incluso utilizan una frase del General Nathan Bedford Forrest durante la Guerra Civil Americana: “Los vencedores llegan a la escena de la batalla los primeros con la mayoría”.

Así, las especies que se hacían dueñas del cebo, mostraban un incremento en su comportamiento agresivo. Estas mismas especies se mostraban sin embargo sumisas cuando no poseían el cebo (tabla 4), pero intentaban tomar de forma individual algo de alimento.

En cuanto a la hormiga argentina, mantiene territorios absolutos, ya que no sólo monopoliza las fuentes de alimento, sino que intenta controlar todo el área de forrageo, excluyendo al resto de especies de formícidos (Chopard 1921, De Kock *et al.* 1992, Erickson 1971, Fluker & Beardsley 1970, Human & Gordon 1999, Sanders *et al.* 2001, Tremper 1976, Wilson 1971). Así, *L. humile* sigue un modelo territorial, que aparece en otras especies dominantes (Adams 1994, Gordon 1995, Hölldobler & Wilson 1990, Traniello & Levins 1986), con nidos descentralizados por todo el territorio que controlan. Es decir, sus nidos no están agregados en una localización central, sino que pueden aparecer grupos de obreras, con reinas y/o cría, por todo el territorio (Smith 1936, Woodworth 1908).

Estos grandes territorios pueden ser patrullados y explotados por la mayor parte de su volumen simultáneamente sin que la colonia tenga costes de transportar alimento desde distantes puntos de captura a un solo nido en el centro del territorio. Incluso se ha encontrado que la hormiga argentina desplaza las crías en respuesta a la localización del alimento (Holway & Case 2000). Las implicaciones estratégicas de este sistema son: como la defensa del territorio se limita a los márgenes, cuanto mayor sea éste menor será la relación márgenes-volumen interior, y por tanto interesa que sea lo mayor posible. En especies poligínicas y policálicas, como *L. humile*, el tamaño del territorio se verá únicamente limitado por la disponibilidad de hábitat (Hölldobler & Lumsden 1980, Holway & Case 2000).

En estos experimentos se encontró cómo *L. humile*, en esta zona limítrofe de su distribución, al igual que las especies nativas (excepto *C. floricola*), modificaba su comportamiento agresivo según el número de obreras de su especie sobre el cebo. Así, *L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima* y *A. senilis* muestran la “Estrategia del Burgués” de la Teoría de Juegos, ya que aparece una estrategia mixta en la que se comportan como Halcones (con comportamiento agresivo), o como Palomas (comportamiento sumiso), según sean los poseedores del cebo, o no (Maynard Smith & Parker 1976, Rasmusen 1989). Este cambio comportamental, con incremento de la agresividad relacionado a un mayor número de individuos de su propia especie, a ser los poseedores iniciales de un determinado recurso, o a encontrarse más cerca de su colonia, se ha encontrado también en otras especies de hormigas (Czechowski 1985, Haering & Fox 1987, Le Moli & Mori 1986, Le Moli *et al.* 1984, Mabelis 1984, Mercier *et al.* 1997).

Hay que destacar el caso de *A. senilis*, que se ha descrito como subordinada, por mostrarse poco agresiva (Cerdá *et al.* 1998a), pero encontramos que cuando recluta un número determinado de obreras defiende el cebo con fiereza, incluso fueron los únicos casos en los que una especie mataba a obreras de otras especies en la defensa de los cebos. Sin embargo, cuando la media de individuos es baja, y el cebo está ocupado por otra especie, lo que trata es de tomar trozos de alimento, acercándose y retirándose de forma rápida, y no muestra pautas agresivas, sino que cuando se encuentra ante una obrera de otra especie lo que hace es huir. Este comportamiento se ha descrito para otra especie del género *Aphaenogaster*, y se le llamó “estrategia del chacal” (*Aphaenogaster rudis*, por Lynch *et al.* 1980).

La hormiga argentina, se reveló como la única especie capaz de excluir a otras de forma agresiva de cebos completamente ocupados por las nativas. Además, a lo largo de la temporada, se ha encontrado cómo ha habido una ocupación de los cebos cada vez mayor (tabla 5 y tabla 6), que al no corresponderse con los ritmos de las especies, indican un desplazamiento de los formícidos nativos en este espacio por la hormiga argentina. Este hecho queda demostrado en los dos casos encontrados en estos experimentos en los que *L. humile* continúa la lucha iniciada en los cebos y expulsa a las *P. pallidula* de sus nidos. También se demuestra en los casos reflejados en el punto de “Luchas sobre el terreno” en los que se produjeron encuentros entre la hormiga argentina y *P. pallidula* o *A. senilis* que concluyeron con la eliminación de dos colonias de *A. senilis* y expulsión de tres colonias de *P. pallidula*. En los casos de *P. pallidula* no puede concluirse si llegaba a aniquilar a las colonias, o simplemente las desplazaba, tal y cómo se ha descrito en esta especie y otras del género *Pheidole* atacadas (Detrain &

Pasteels 1992, Fluker & Beardsley 1970, Perfecto 1992). De cualquier manera, la hormiga argentina está afectando la eficacia ("fitness") de dicha especie, en primer lugar por tener que dedicar un tiempo a huir y construir o ampliar su nido, así como al implicar que esta especie debe desplazarse a otro lugar en el que posiblemente entre en competencia con otras colonias de su especie u otras especies, previamente establecidas (Gordon 1995).

Las confrontaciones por parejas o en grupos añaden nueva información a la obtenida mediante el uso de cebos. En este caso se trabaja excluyendo estímulos como la defensa de un recurso, o el número de coespecíficos implicados (en los enfrentamientos por parejas). Por tanto, se obtiene información más detallada de la agresividad de la especie, así como se facilita la descripción de las pautas de comportamiento.

En los resultados de enfrentamientos 1-1 (tabla 7 y figura 1) se observa que, excepto en el caso de *L. humile* enfrentada a *P. pallidula*, la hormiga argentina es siempre más agresiva que su oponente, y siempre presenta más pautas de agresión que de sumisión. Este carácter agresivo no es sorprendente, teniendo en cuenta la estructura social de esta especie. Al formar grandes unicolonias poligínicas, con elevadas densidades de obreras estériles, que además son de pequeño tamaño, el coste de muertes por luchas que puede traer una gran agresividad, no es demasiado elevado. Por otro lado, es generalista con respecto al tipo de alimento, por lo que entrará en competencia con un amplio rango de especialistas, así como con otras generalistas (Mabelis 1984). En cuanto a las pautas de comportamiento encontradas, el ataque químico lo desplegó únicamente la hormiga argentina, sobre todo al enfrentarse a las especies de mayor tamaño. De cualquier manera, en estos enfrentamientos esta forma de ataque era siempre más rara que el ataque físico. En ocasiones, se ha relacionado el éxito de esta especie con su lucha química, demostrando el alto poder neurotóxico de su secreción defensiva, la iridomirmecina, compuesto hidrocarbonado procedente de la glándula anal (Crowell 1968, Holway 1999, Pavan 1950 y 1951, Pavan & Ronchetti 1955, Sudd & Franks 1987). En los experimentos con cebos, la hormiga argentina fue también la única especie en la que se encontró ataques de tipo químico. Sin embargo, tampoco lo hizo de forma sistemática, sino que más bien, al igual que el resto de las especies, empleaba más la lucha física.

En cuanto a la elevada agresividad mostrada por *P. pallidula*, muchas especies del género *Pheidole* (incluida *P. pallidula*), se han descrito a menudo como especies dominantes, que defienden activamente un territorio, o al menos una fuente de alimento (Cerdá *et al.* 1998a, De Kock 1990, Fluker &

Beardsley 1970, Goetsch 1957, Haskins & Haskins 1988, Levings & Traniello 1981). Incluso en este género, se ha encontrado el fenómeno de “reconocimiento específico de enemigo” (“enemy specification”), que consiste en que hay especies que se muestran especialmente agresivas ante sus enemigos más peligrosos (Hölldobler & Wilson 1990, Levings & Traniello 1981). Se trate en este caso de este fenómeno o no, tampoco es sorprendente encontrar una elevada agresividad en *P. pallidula*, dado su carácter de especie dominante: grandes colonias, poliginicas, omnívoras, reclutamiento en masa...

De todas formas, *P. pallidula* mostró un comportamiento muy distinto a nivel individual y a nivel de colonia. En los enfrentamientos con hormiga argentina 1-1, se comportaba de forma muy agresiva, e incluso sobre los cebos también en los primeros momentos lo hacía. Sin embargo, frente a un elevado número de hormigas argentinas abandonaba los cebos, e incluso sus nidos, sin ofrecer prácticamente resistencia. Situaciones similares se han descrito para otras especies dominantes enfrentadas a *L. humile*, incluso para otras especies del género *Pheidole* (De Kock 1990, Wilson 1975) .

En el caso de *C. floricola*, en los cebos nunca mostró comportamientos agresivos, y sin embargo en los enfrentamientos 1-1 sí lleva a cabo agresiones. Aquí tienen otros estímulos diferentes para mostrarse agresivas, como el del estrés de verse en un sitio desconocido y ser atacadas, y el de la propia defensa en situaciones en las que no pueden huir. Otros estudios muestran como especies completamente inagresivas como táctica de comportamiento general pueden mostrar agresividad en el caso de verse en situaciones en las que no puede huir (Hölldobler & Wilson 1990).

Con respecto a *A. senilis*, posee colonias relativamente pequeñas y por tanto para ellas es muy costoso mostrar agresiones contra sus vecinos y defender un territorio (Gómez & Espadaler 1996), comportamiento acorde con la baja agresividad mostrada en los enfrentamientos 1-1. Sin embargo, cuando lograba ocupar un cebo mediante su reclutamiento en grupo se mostraba fuertemente agresiva (tabla 4). Por tanto, aunque no puede decirse que esta especie mantenga un territorio como tal (Gómez & Espadaler 1996), nuestros resultados apuntan a que en ocasiones, muestran una elevada agresividad defendiendo algún recurso, por lo que podría hablarse de territorios espacio-temporales (Hölldobler & Lumsden 1980, Hölldobler & Wilson 1990).

En cuanto a los enfrentamientos 100-100, se observa cómo a igualdad numérica, la diferencia del tamaño entre las oponentes, es

fundamental para determinar el resultado de la contienda. Así las hormigas argentinas, a pesar de ser capaces en el terreno de dominar a *A. senilis*, en estas batallas, aparecen como perdedoras, ya que en ningún caso mataron a obreras de *A. senilis*, mientras que ellas sí sufrieron pérdidas (tabla 8).

En el caso de *P. pallidula* la desigualdad en el tamaño de esta especie y *L. humile*, es relativamente pequeña (tabla 2). Ambas especies se mostraron muy agresivas y aparece un gran número de peleas. Sin embargo, *P. pallidula* apareció como perdedora.

Por tanto nuestros resultados apoyan la “Teoría de Combate de Lanchester” (Franks & Partridge 1993, Franks & Partridge 1994), según la cual, en los enfrentamientos entre individuos sociales, se pueden seguir dos leyes fundamentales: 1. Ley Linear de Lanchester, implica que a igualdad numérica entre los oponentes, tendrá mayor probabilidad de vencer, aquellos con más poder luchador, por tener alguna arma especial o simplemente por ser más fuertes, por ejemplo por diferencia en el tamaño. Este es el caso encontrado al enfrentarse 100-100 *L. humile* a *A. senilis* (siendo esta última especie la vencedora). 2. Ley Cuadrada de Lanchester, según la cual, cuanto mayor sea el contingente de individuos, más ventaja se tiene sobre el enemigo. Esta es la situación que aparece en el campo al enfrentarse *L. humile* a las especies nativas.

Resultados similares han descrito otros autores, en esta u otras especies, es decir la diferencia en el tamaño de los oponentes suele ser un factor muy importante para determinar las contiendas con igualdad numérica, lo que no tiene porqué extrapolarse para las luchas sobre el terreno (Bhatkar et al. 1972, Holway 1999, Jones & Phillips 1987 y 1989)

Por lo tanto, la hormiga argentina parece basar su éxito como especie invasora, más en las elevadas densidades de obreras de sus grandes unicolonias que en poseer un grado de agresividad interespecífica o unos métodos de lucha superiores a los de las especies nativas, aunque de hecho, en general es más agresiva que las especies nativas y tiene unos métodos de lucha muy eficaces, tanto por la colaboración entre obreras, como por la lucha química. Resultados similares se han encontrado para esta especie en otros ambientes y para otras especies de hormigas invasoras, que basan en gran medida su eficacia en poseer un rápido crecimiento que les permite poseer grandes colonias (Bhatkar et al. 1972, Cole 1983, Fluker & Beardsley 1970, Holway 1999, Human & Gordon 1999, Jones & Phillips 1987, Phillips et al. 1986, Suarez et al. 1998, Woodworth 1910).

CAPÍTULO 4.

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y COMPETENCIA POR EXPLOTACIÓN



"...La carta que le escribió era muy explícita. Narraba sin ambages que una noche cientos de miles de personas habían descendido de las montañas como lobos salvajes, que habían tomado por asalto el palacio y secuestrado a su hija. Que él y sus tropas se habían encontrado impotentes ante tan enorme multitud y que no habían podido hacer nada contra aquel hormiguero."

Ya°ar Kemal. *La furia del monte Ararat*

CAPÍTULO 4. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES Y COMPETENCIA POR EXPLOTACIÓN

INTRODUCCIÓN

Para que diferentes colonias y especies puedan coexistir se han de establecer unas reglas de funcionamiento de la comunidad. A estas reglas deben ajustarse las nuevas especies que aparezcan, o bien deben vencerlas y crear su propio ambiente (Hölldobler & Wilson 1990).

Ya se ha analizado en el capítulo anterior el papel de la competencia por interferencia en la estructura de las comunidades de formícidos. Esta considera aquellos encuentros entre colonias o especies en los que se producen interacciones agonísticas, con el fin de hacerse con algún recurso, por ejemplo alimento o lugares de nidificación. La competencia por explotación no considera aquellas habilidades para dominar los encuentros agresivos, sino la eficacia de las especies para hacerse con recursos mediante otras estrategias, como por ejemplo: optimizando la velocidad para encontrar alimento, estando activas durante más tiempo en el año o en el día, presentando un mayor rango de tipos alimentos que pueden explotar, etcétera (Begon *et al.* 1997, Hassell 1988).

En las biocenosis suelen aparecer ambos tipos de competencia. De hecho, un mecanismo compensatorio que permite la coexistencia de las especies, es el que asume que aquellas que son mejores defendiendo y/o usurpando los recursos, sin embargo, son más lentas en el descubrimiento de nuevos recursos (Feener 2000).

Se ha encontrado que la hormiga argentina es una especie dominante, en la que la competencia por interferencia, basada en su elevada agresividad y en su gran contingente de obreras, se muestra como una herramienta fundamental para colonizar nuevos lugares (capítulo 3). Por tanto, se podría esperar que se muestre menos eficaz que otras especies para explotar el medio. Sin embargo, algunos autores afirman que *L. humile* recluta a cebos en mayor proporción y con mayor rapidez y que explora el espacio de forma más efectiva, que las especies nativas (Deneubourg *et al.* 1990, Gordon 1995, Goss *et al.* 1989, Holway 1998a y 1999, Human & Gordon 1996, Nonacs & Soriano 1998).

OBJETIVOS

Puesto que cada ecosistema tiene unas reglas de funcionamiento propias, que dependen de las especies que lo componen, se consideró de interés plantear el presente trabajo, en el que se analiza la estrategia en el uso de los recursos por la hormiga argentina y una comunidad de hormigas de Doñana, con el fin de determinar hasta que punto afecta la presencia de esta especie plaga a la comunidad, y si realmente la hormiga argentina se muestra más eficaz a la hora de explotar el medio que las especies nativas.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en un área adyacente al Centro de Recepción de Visitantes "El Acebuche", del Parque Nacional de Doñana. La vegetación está compuesta por pino piñonero (*Pinus pinea*, 23.59% de cobertura), y un sotobosque de matorral mediterráneo: *Cistus libanotis* 16.15%, *Cistus salvifolius* 10.3 %, *Lygos monosperma* 8.08%, *Rosmarinus officinalis* 6.96%, *Halimium halimifolium* 5.77%, *Lavandula staechas* 4.57%, *Thymus vulgaris* 1.53%, *Ulex minor* 0.71% y *Cistus albidus* 0.28%.

En un muestreo previo con trampas de caída, se distinguieron en el pinar 3 zonas en función de las especies de hormigas encontradas: En la primera zona (zona 1), más cercana al centro de recepción y con una anchura de unos 25 m, únicamente aparecieron hormigas argentinas. En la última (a partir de unos 80 metros desde el Centro de Recepción), aparecieron sólo especies nativas. La segunda zona es una franja en el pinar, entre la zona 1 y la zona 3, de solapamiento entre la hormiga argentina y las especies nativas (figura 1).

Estas tres zonas permiten hacer estudios comparativos del comportamiento de la hormiga argentina y de las especies nativas, en presencia y ausencia de la especie introducida.

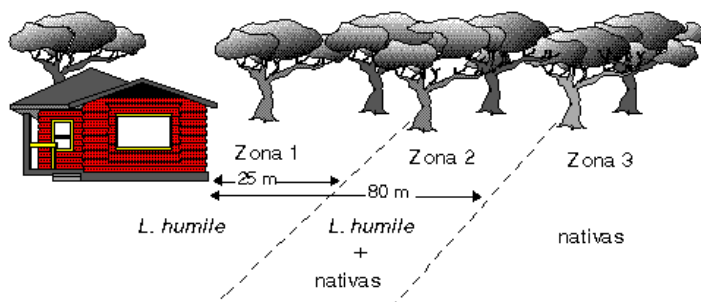


Figura 1. Zonas delimitadas según composición de especies.

TÉCNICAS DE MUESTREO

Con el fin de estudiar las estrategias de alimentación de las distintas especies (recursos preferentes, temporalización, densidad de recolectoras), se diseñaron una serie de experimentos que se detallan a continuación, en muestreos de 24 horas, una vez al mes, entre marzo y octubre de 1991. La elección de este periodo se determinó al comprobar con trampas de caída, que es la época de máxima actividad de las especies presentes (95% de individuos capturados en un año natural). Las trampas consistieron en vasos de PVC de 100 ml de capacidad, enterrados en el suelo y que contenían 25 ml de agua y un 10% de glicerina. Se colocaron tres transectos, de 20 trampas de caída cada uno, por mes (noviembre 1990-octubre 1991, 60 trampas/mes). Los transectos partían de las inmediaciones del centro de recepción “El Acebuche” y se internaban en el pinar, de forma que los tres eran paralelos entre sí, separados 5 metros uno del siguiente, y en cada uno de ellos las trampas estaban separadas 5 metros una de otra. Las trampas permanecían en el terreno 48 horas/mes.

En los experimentos antes mencionados, se analizaba el uso de los principales tipos de alimentos para hormigas (Perfecto 1994): (1) Secreciones de homópteros. (2) Grandes recursos, como pequeños vertebrados o grandes artrópodos. (3) Pequeños recursos. Para cada tipo de alimento, se diseñó el siguiente experimento:

(1) Uso de colonias de cóccidos y pulgones (Or. Hemípteros, Suborden Homópteros) en pinos y matorral, que son fuentes ricas de alimento, estables en el tiempo y en su localización.

Para ello, se señalaron 10 pinos en cada zona previamente descrita, revisando qué especies y número de hormigas patrullaban por el tronco del árbol en 5 minutos. Los muestreos se hacían cada 3 horas un día completo (24 horas) al mes (marzo a octubre de 1991, en este y siguientes experimentos).

Asimismo, en cada zona se revisaron 3 pies de 4 tipos de matorral (*Cistus libanotis*, *Rosmarinus officinalis*, *Halimium halimifolium* y *Ulex minor*), cada tres horas, en un ciclo completo de 24 horas/mes.

(2) Explotación de cebos, que representan fuentes ricas de alimento, no transportables por una sola obrera, de cierta permanencia, pero no predecibles ni en su localización ni en su temporalización.

Se colocaron 12 cebos en cada zona, incluyendo proteínas, lípidos y glúcidos (miel, galleta, embutido y queso). Estos tipos de cebos han sido empleados satisfactoriamente por otros autores en el estudio de comunidades de hormigas (Cerdá *et al.* 1989). Los cebos se revisaban cada 3 horas un día completo al mes, señalando cuántos individuos de cada especie los ocupaban.

(3) Recolección de pequeñas presas, alimento transportable por una obrera, de distribución y temporalización no predecible.

El estudio de la recolección de presas se hizo de sol a sol un día al mes. Se colocaban cuatro pequeñas presas (larvas de mosca) en un semicírculo, a una distancia de 60 cm entre ellas y de 60 cm al observador que se situaba en el centro del semicírculo. Desde su colocación en el terreno se comenzaba a cronometrar anotando cuanto tiempo tardaba en ser recogida cada presa y la especie de hormiga captora. A la media hora, hubieran sido localizadas las cuatro presas o no, se pasaba a la siguiente zona sin interrupción. Por lo tanto, cada zona se muestreaba cada hora y media desde la salida del sol hasta que se perdía la visibilidad.

La actividad mensual de cada especie se determinó sumando el total de individuos registrados en el muestreo de cada mes, para las trampas y los experimentos de uso de cebos y de pinos. La actividad diaria se obtuvo sumando todos los individuos de cada especie para cada hora muestreada para los experimentos de pinos y cebos. Se excluye el experimento de revisión de matorral puesto que el número de obreras que apareció fue pequeño y el de presas ya que no se hicieron medidas nocturnas.

RESULTADOS

En el total de los muestreos, se detectaron 17 especies de hormigas (tabla 1). La exposición de resultados y posterior discusión, con frecuencia se centra en las especies más abundantes.

	TRAMPAS	PINOS	CEBOS	PRESAS	MATORRAL
<i>Aphaenogaster senilis</i>	-		**	-	
<i>Messor maroccanus</i>	-		-		
<i>Goniomma kugleri</i>	-				
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	-				
<i>Pheidole pallidula</i>	**	**	**	*	
<i>Crematogaster scutellaris</i>		**	*		-
<i>Crematogaster auberti</i>	-	**		-	*
<i>Solenopsis robusta</i>	-				
<i>Leptothorax rabaudi</i>	*		*	*	-
<i>Leptothorax racovitzai</i>	-		-		
<i>Cardiocondyla batesii</i>	-				
<i>Linepithema humile</i>	**	**	**	**	**
<i>Tapinoma nigerrima</i>	**	**	**	*	-
<i>Plagiolepis schmitzii</i>	*				-
<i>Camponotus pilicornis</i>	*	**	*		-
<i>Camponotus lateralis</i>	-	**			*
<i>Cataglyphis floricola</i>	**	*	**	*	-

Tabla 1. Especies encontradas en los diferentes muestreos. ** superan los 100 individuos; * de 10 a 100; - menos de 10.

En la tabla 1 se observa que todas las especies, excepto *C. scutellaris* (especie arborícola), aparecen en las trampas de caída, y cuatro sólo se encuentran exclusivamente en ellas (*G. kugleri*, *O. saulcyi*, *S. robusta* y *C. batesii*). Se trata, en general, de especies de colonias reducidas e individuos pequeños (Bernard 1968, Carpintero *et al.* 2001, Tinaut 1981). La única especie que aparece como abundante en todos los tipos de muestreos es *L. humile*.

TRAMPAS DE CAÍDA

En las trampas de caída aparecieron 16 especies (tabla 2). Las más abundantes son: *L. humile*, *C. floricola*, *T. nigerrima*, y *P. pallidula*. A continuación, *L. rabaudi*, *P. schmitzii* y *C. pilicornis*. *M. marcanus*, *C. auberti* y *A. senilis*, a pesar de ser especies relativamente frecuentes en Doñana (Carpintero *et al.* 2001), en esta localidad no destacan.

En cuanto a los valores de riqueza y diversidad (Índice de Shannon Weaver) por meses (figura 2), se observa que la mayor parte de las capturas se agrupan entre marzo a octubre, tanto a nivel de riqueza como de



Pinar de El Acebuche

abundancia de individuos (94,6% de individuos capturados). El mayor valor de riqueza aparece en el mes de mayo y el mayor número de individuos en junio. Los valores de diversidad fluctúan poco y son bajos en todos los meses, no sobrepasando el valor de $H' = 1,7$. Esto se debe a la dominancia numérica de *L. humile*, *T. nigerrima*, *P. pallidula* y *C. floricola* en los diferentes meses (tabla 2 y figura 3).

	TOTAL DE INDIVIDUOS	PRESENCIA EN TRAMPAS
<i>Linepithema humile</i>	3103	342
<i>Cataglyphis floricola</i>	1445	214
<i>Tapinoma nigerrima</i>	636	75
<i>Pheidole pallidula</i>	298	91
<i>Leptothorax rabaudi</i>	43	28
<i>Plagiolepis schmitzii</i>	13	8
<i>Camponotus pilicornis</i>	11	11
<i>Crematogaster auberti</i>	7	5
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>	6	6
<i>Aphaenogaster senilis</i>	5	3
<i>Goniomma kugleri</i>	5	3
<i>Messor maroccanus</i>	3	2
<i>Camponotus lateralis</i>	2	2
<i>Leptothorax racovitzai</i>	1	1
<i>Cardiocondyla batesii</i>	1	1
<i>Solenopsis robusta</i>	1	1

Tabla 2. Frecuencia de individuos y presencia de las especies en trampas de caída (N = 60 trampas * 8 meses = 720 trampas), de noviembre de 1990 a octubre 1991.

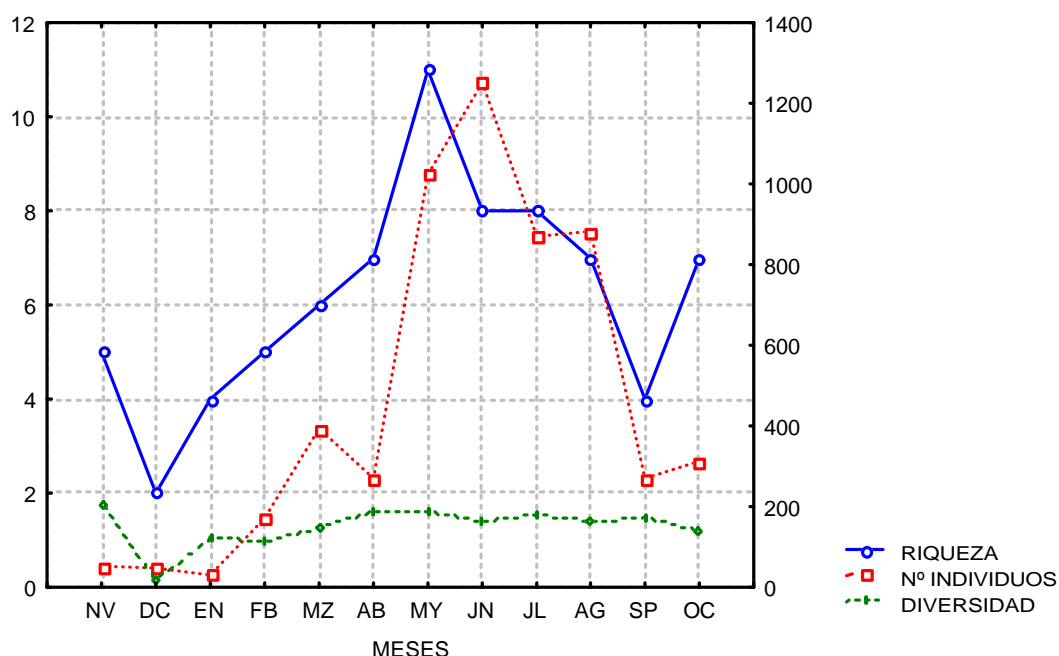


Figura 2. Total de individuos (eje Y2), riqueza y diversidad mensual (eje Y1), según capturas en trampas de caída.

En lo que respecta a los ritmos de actividad estacional de las especies, según capturas en trampas de caída, en la figura 3 se representan los de las especies más abundantes (más de 100 individuos), con el total de individuos capturados/mes. *T. nigerrima* está más activa en los primeros meses de la temporada, disminuyendo su actividad en los meses más calurosos, mientras que el resto de especies desarrollan principalmente su actividad en los meses del verano, los picos de actividad son: de *L. humile* en junio, de *C. floricola* en julio y de *P. pallidula* en agosto.

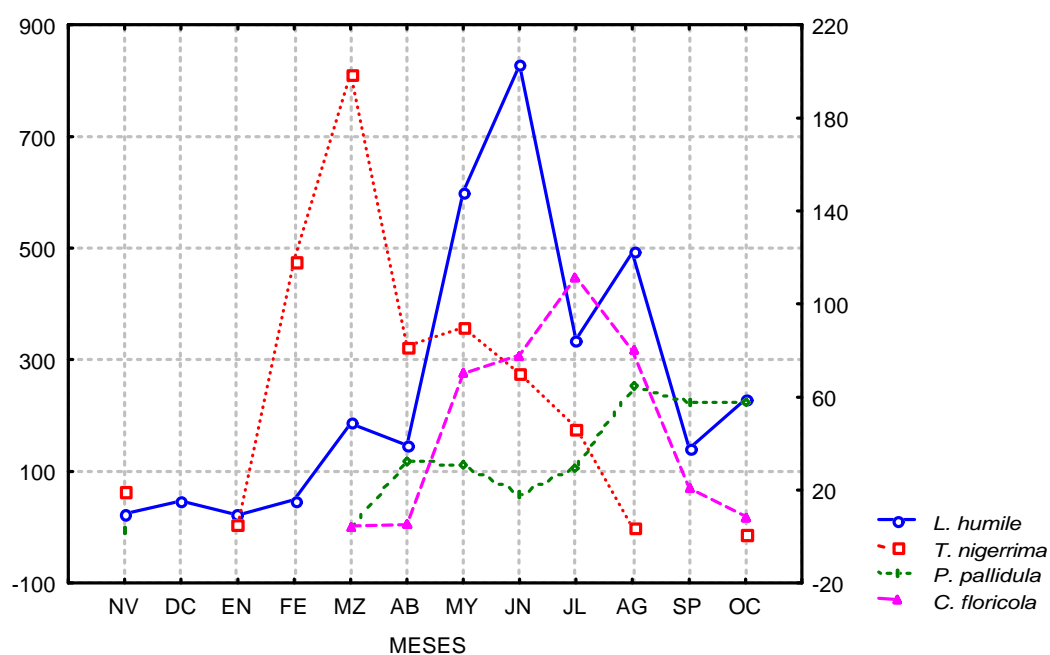


Figura 3. Ritmos de actividad mensual de especies más abundantes en trampas de caída, según total de individuos capturados. *L. humile* y *C. floricola* (eje Y1), *T. nigerrima* y *P. pallidula* (eje Y2).

Considerando los 12 meses del año muestreados como recursos, se puede medir en qué medida solapan las especies en el uso de este recurso temporal, por tanto, hasta qué punto se parecen los ritmos estacionales de las diferentes especies. En la tabla 3 se indican los resultados de solapamiento en los ritmos, según Horn. Entre los posibles índices de medida de solapamiento de nichos, el de Horn era de los más adecuados, ya que es de los que menos

varían con el tamaño de muestra y de los de interpretación más directa (Krebs 1989).

$$R_o = [(p_{ij}+p_{ik})\log(p_{ij}+p_{ik}) - p_{ij}\log p_{ij} - p_{ik}\log p_{ik}] / 2\log 2$$

R_o = Índice de solapamiento de Horn para las especies j y k

p_{ij} = Proporción del recurso i, con relación al total de recursos empleados por la especie j

p_{ik} = Proporción del recurso i, con relación al total de recursos empleados por la especie k

SOLAPAMIENTO	<i>L. humile</i>	<i>T. nigerrima</i>	<i>P. pallidula</i>	<i>C. floricola</i>
<i>L. humile</i>	1,000	0,696	0,842	0,878
<i>T. nigerrima</i>	0,696	1,000	0,488	0,493
<i>P. pallidula</i>	0,842	0,488	1,000	0,764
<i>C. floricola</i>	0,878	0,493	0,764	1,000

Tabla 3. Solapamiento de nichos, según Horns, referido a frecuencia mensual de individuos en trampas.

La especie que presenta menor solapamiento respecto a su actividad mensual, con el resto de especies, es *T. nigerrima* (los valores oscilan de 0,488 con *P. pallidula*, a 0,696 con *L. humile*). *L. humile*, *P. pallidula* y *C. floricola*, muestran elevados valores de solapamiento (desde 0,764 entre *P. pallidula* y *C. floricola*, a 0,878 entre *L. humile* y *C. floricola*).

CEBOS

En cebos aparecieron 10 especies (tabla 4). Las más abundantes se consideran no sólo por el número de individuos (que puede estar muy influido por el tipo de reclutamiento), sino también por la frecuencia de observaciones de cada especie y por el número de recursos empleados (36 cebos), lo que da una idea más clara de la abundancia y la distribución de la especie.

	INDIVIDUOS	OBSERVACIONES	Nº CEBOS
<i>Pheidolle pallidula</i>	57310	390	14
<i>Linepithema humile</i>	31655	621	24
<i>Tapinoma nigerrima</i>	2311	51	7
<i>Cataglyphis floricola</i>	134	77	22
<i>Aphaenogaster senilis</i>	129	23	6
<i>Camponotus pilicornis</i>	87	24	6
<i>Leptothorax rabaudi</i>	57	30	7
<i>Crematogaster scutellaris</i>	22	5	1
<i>Leptothorax racovitzai</i>	2	1	1
<i>Messor maroccanus</i>	1	1	1

Tabla 4. Total de individuos en cebos, frecuencia de observaciones en las que apareció cada especie (total: 2304 = 8 meses * 8 horas * 3 zonas * 12 cebos), y número de cebos empleado por cada especie (total 36 cebos).

Así pues, las especies más representativas son: *P. pallidula*, *L. humile*, *T. nigerrima*, *C. floricola* y, a continuación, *A. senilis*, *C. pilicornis* y *L. rabaudi*. Hay que destacar el caso de *A. senilis*, que no aparece como abundante en la zona según trampas de caída, ni en ninguno de los otros experimentos, y sin embargo en cebos se encuentra con relativa frecuencia. Este hecho posiblemente se debe a que esta especie colabora en las tareas de defensa del alimento (tiene reclutamiento en grupo) y su transporte al nido (Cerdá *et al.* 1988 y 1998b), por lo que no es raro verla explotando fuentes relativamente grandes de alimento, como son los cebos. Además, en coincidencia con lo observado por Agbogba (1985), se encontró que utiliza herramientas para tomar alimentos líquidos, ya que empleaba restos vegetales para empapar la miel diluida y el aceite del atún que se colocaron como cebos. El uso de herramientas incrementa la habilidad competitiva de *A. senilis* (Cerdá *et al.* 1988, Fellers & Fellers 1976).

En las distintas zonas señaladas (zona 1 = sólo *L. humile*, zona 2 = solapamiento *L. humile* y especies nativas, zona 3 = sólo especies nativas), apareció una distribución diferente de las especies (tabla 5). El número total de individuos y la frecuencia de observaciones, de todas las especies, siguen la relación: zona 3 > zona 1 > zona 2.

	<i>Lhum</i>	<i>Cflo</i>	<i>Ppal</i>	<i>Tnig</i>	<i>Asen</i>	<i>Lrab</i>	<i>Cpil</i>	<i>Cscu</i>	<i>Mmar</i>
ZONA 1	20110 (384)	9 (8)							
ZONA 2	11545 (237)	48 (29)	290 (6)		129 (23)	3 (3)	15 (4)		1 (1)
ZONA 3		77 (40)	57020 (384)	2311 (51)		56 (28)	72 (20)	22 (5)	

Tabla 5. Total de individuos sobre cebos/zona, en los 8 meses. Entre paréntesis, número de observaciones positivas de cada especie/zona (total 768 = 8 meses * 8 horas * 12 cebos/zona). *Lhum* = *L. humile* ; *Cflo* = *C. floricola*; *Ppal* = *P. pallidula*; *Tnig* = *T. nigerrima*; *Asen* = *A. senilis*; *Lrab* = *L. rabaudi*; *Cpil* = *C. pilicornis*; *Cscu* = *C. scutellaris*; *Mmar* = *M. maroccanus*.

Por tanto, las especies nativas en su conjunto (zona 3) hacen un uso mayor y más continuado de los cebos, que la hormiga argentina (zona 1). En la zona 2 respecto a la zona 3 hay una disminución general de las especies nativas, que es más o menos acusada según la especie, así por ejemplo, la diferencia es mayor en *P. pallidula* (290 individuos en zona 2 y 57020 en zona 3) y menor en *C. floricola* (48 individuos en zona 2 y 77 en zona 3).

En la figura 4 se representan los valores medios de individuos sobre cebos y desviación típica, de las especies más abundantes. Estos valores se relacionan con el tipo de reclutamiento de cada especie. Así *L. humile*, *P. pallidula* y *T. nigerrima* presentan reclutamiento en masa, es decir tras la localización de la fuente de alimento por una obrera, en poco tiempo se ve ocupado por un gran número de ellas (Bernard 1968). *A. senilis* y *C. pilicornis* presentan reclutamiento en grupo, es decir estas especies reclutan a otros individuos de su colonia pero nunca en un número tan elevado como las especies anteriores (Cerdá *et al.* 1988). El resto de especies aparecen como recolectoras solitarias. Dentro de las especies de reclutamiento en masa, *P. pallidula* aparece como la especie en la que mayor número de individuos ocupan los cebos.

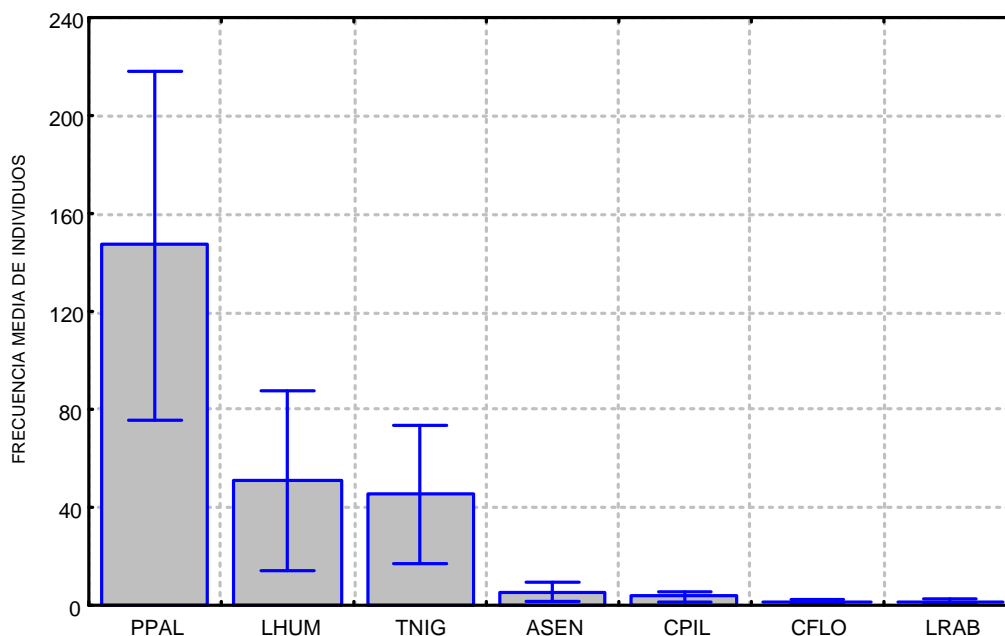


Figura 4. Valores medios de individuos sobre cebos y desviación típica, para las especies más abundantes. (PPAL = *P. pallidula*; LHUM = *L. humile*; TNIG = *T. nigerrima*; ASEN = *A. senilis*; CPIL = *C. pilicornis*; CFLO = *C. floricola*; LRAB = *L. rabaudi*).

En cuanto a la actividad mensual, en la figura 5 se representa de *P. pallidula*, *L. humile*, *T. nigerrima*, y *C. floricola*, el número de individuos localizados en cebos/mes. Estos resultados hay que considerarlos con precaución, ya que el uso de los cebos no está únicamente determinado por la abundancia estacional de la especie, sino también por otros factores, como la competencia interespecífica. Diferentes métodos de estudio de ritmos de actividad se ha encontrado que pueden proporcionar distintos resultados, más o menos acusados según la especie (Retana *et al.* 1990).

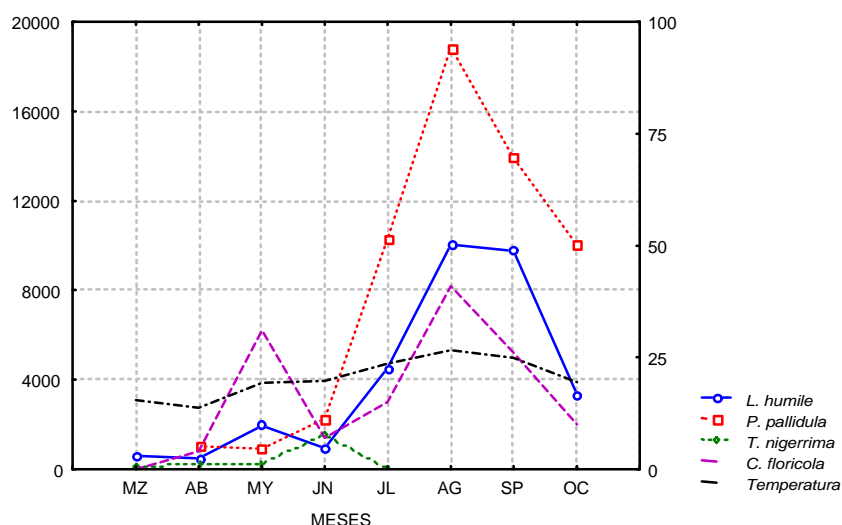


Figura 5. Ritmos de actividad mensual de especies más abundantes en cebos, según total de individuos observados (temperatura media mensual). Todas las especies según eje Y1, excepto *C. floricola* y temperatura (Y2).

De hecho, los valores de correlación (Índice de Correlación de Spearman) entre los ritmos de actividad obtenidos según trampas de caída y según cebos, son en algunas especies bajos (*L. humile* $r_s=0,07$, $p=0,8$; *P. pallidula* $r_s=0,71$, $p=0,04$; *T. nigerrima* $r_s=0,69$, $p=0,05$; *C. floricola* $r_s=0,52$, $p=0,18$; *L. rabaudi* $r_s=0,84$; $p=0,007$). Los casos de mayor correlación son los de *L. rabaudi* y de *P. pallidula*. Hay que señalar la escasa correlación en el caso de *L. humile*, que en trampas presenta un pico de actividad en junio y en cebos en agosto. De cualquier manera, se sigue manteniendo la relación entre las especies terrícolas más abundantes, así *T. nigerrima* hace en el año, un uso más temprano de los cebos, mientras que *L. humile*, *P. pallidula* y *C. floricola* aparecen con más frecuencia en meses más calurosos.

Al considerar el solapamiento de nichos, tratándose como recursos los ocho meses muestreados y utilizando la frecuencia de individuos de cada especie por mes (tabla 6), se observa que al igual que sucedía en trampas, *T. nigerrima* solapa en poco con el resto de especies en su actividad mensual. El resto de especies solapan, sin embargo, en gran medida.

SOLAPAMIENTO	<i>L. humile</i>	<i>C. floricola</i>	<i>P. pallidula</i>	<i>T. nigerrima</i>
<i>L. humile</i>	1,000	0,936	0,969	0,262
<i>C. floricola</i>	0,936	1,000	0,895	0,377
<i>P. pallidula</i>	0,969	0,895	1,000	0,208
<i>T. nigerrima</i>	0,262	0,377	0,208	1,000

Tabla 6. Solapamiento de nichos, según Horns, referido a frecuencia mensual de individuos en cebos.

Respecto a la actividad diaria, aparecen especies diurnas (*C. floricola* y *A. senilis*), nocturnas (*C. pilicornis*), y otras que pueden estar activas tanto de día como de noche (*L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima*, *L. rabaudi*) (tabla 7). En estas últimas especies, se encontró cómo modificaban su actividad en función de la temperatura, de manera que los meses más calurosos presentan picos de actividad nocturnos, y los meses más frescos picos de actividad diurnos o crepusculares. Cerdá *et al.* (1989) encuentran asimismo este cambio comportamental en *T. nigerrima*. Como ejemplo, en la figura 6 se representa los ritmos diarios de *L. humile* en los distintos meses. El resto de las especies, aunque sean diurnas o nocturnas, también modifican su actividad en función de la temperatura. Por ejemplo *A. senilis*, acorde con los resultados encontrados por Cerdá *et al.* (1988), los meses más frescos presentan una actividad diaria unimodal, y los más calurosos bimodal, ya que retorna al nido al medio día.

CEBOS	DIA	NOCHE
<i>Linepithema humile</i>	8367 (26,4%)	23288 (73,6%)
<i>Pheidole pallidula</i>	11852 (37,4%)	45458 (62,6%)
<i>Tapinoma nigerrima</i>	1201 (52%)	1110 (48%)
<i>Leptothorax rabaudi</i>	20 (33,9%)	39 (66,1%)
<i>Cataglyphis floricola</i>	134 (100%)	
<i>Aphaenogaster senilis</i>	128 (99,2%)	1 (0,8%)
<i>Camponotus pilicornis</i>		87 (100%)

Tabla 7. Frecuencia de obreras en observaciones diurnas (hora solar: 7.30, 10.30, 13.30, 16.30), o nocturnas (19.30, 22.30, 1.30, 4.30).

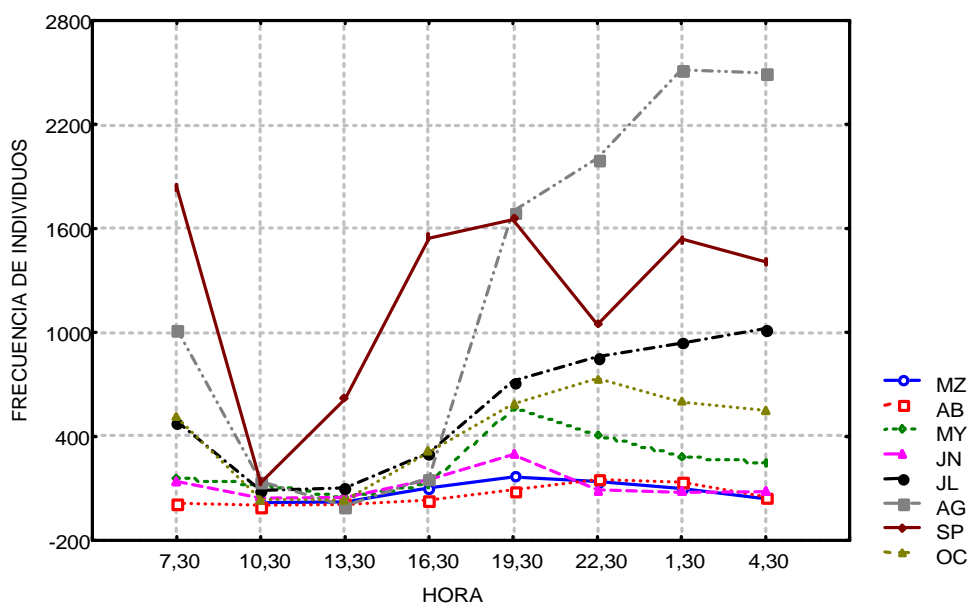


Figura 6. Ritmos diarios de la hormiga argentina, en los distintos meses, en cebos.

Al analizar la actividad de las especies en función de la temperatura ambiental (figura 7), se observa como presentan una mayor actividad a distintas temperaturas, siendo *C. floricola* y a continuación *A. senilis*, las que toleran las más elevadas. *L. humile*, *P. pallidula* y *T. nigerrima* se mueven preferentemente en rangos intermedios de temperatura. *L. rabaudi* y *C. pilicornis*, son las especies menos termófilas. Por otro lado, *L. humile* aparece como la especie que se mueve en un rango mayor de temperaturas. *C. pilicornis* y *C. floricola* son las más especializadas a este respecto, es decir poseen una amplitud de nicho menor.

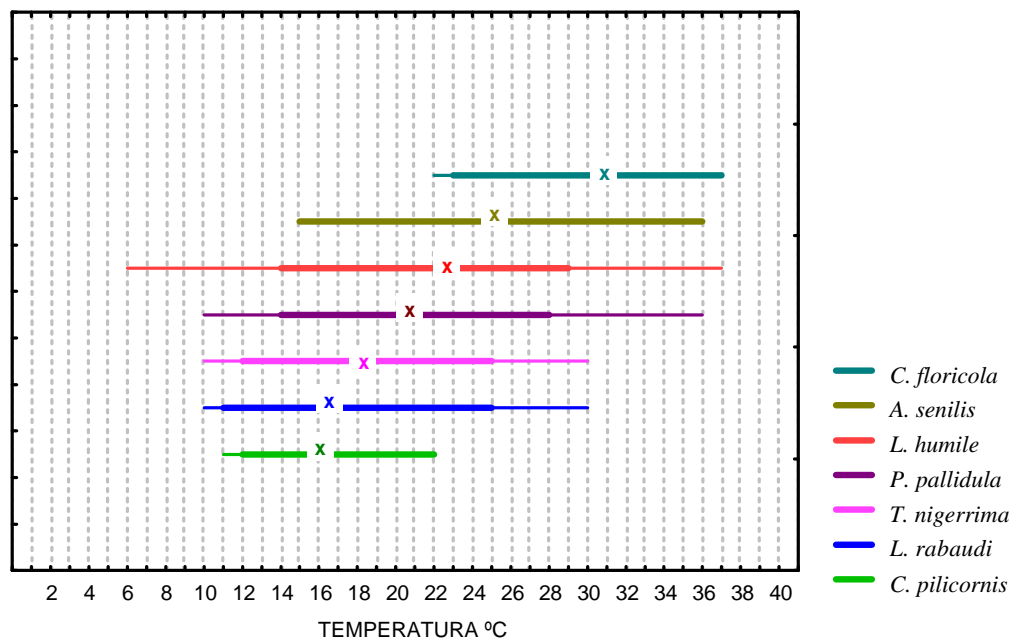


Figura 7. Media aritmética (x), valores máximo y mínimo (línea delgada), y deciles D1 y D9 -por tanto con el 80% de individuos sobre cebos- (línea gruesa) , con respecto a la temperatura ambiente.

En cuanto a las ocasiones en las que diferentes especies se encontraron sobre los cebos, este hecho se produjo en baja frecuencia, de las 2304 observaciones sólo en el 1,04% había más de una especie sobre el cebo. Además sólo se encontraban cuando había pocos individuos.

PINOS

Sobre pinos aparecieron 8 especies (tabla 8). En verde se señalan las especies arborícolas. Se añade *C. pilicornis* ya que aunque no nidifica en los árboles, lo hace a pie de tronco y habitualmente se encuentra forrajeando en ellos (Carpintero *et al.* 2001).

	INDIVIDUOS	OBSERVACIONES	Nº PINOS
<i>Linepithema humile</i>	60063	1096	19
<i>Pheidole pallidula</i>	1012	127	11
<i>Camponotus pilicornis</i>	312	131	15
<i>Crematogaster scutellaris</i>	273	37	3
<i>Tapinoma nigerrima</i>	173	31	6
<i>Crematogaster auberti</i>	121	26	1
<i>Camponotus lateralis</i>	105	67	13
<i>Cataglyphis floricola</i>	25	21	12

Tabla 8. total de individuos en pinos, frecuencia de observaciones en las que apareció cada especie (total 1920 = 8 meses * 8 horas * 3 zonas * 10 pinos) y nº de pinos empleado por cada especie (total 30).

Las especies más abundantes en pinos, se consideran no sólo por el número de individuos sino también por la frecuencia de observaciones (del total de 1920 observaciones), y por el número de recursos empleados (30 pinos), lo que da una idea más clara de la abundancia y la distribución de la especie. Así pues, las especies más representativas son: las arborícolas (*C. scutellaris*, *C. lateralis* y *C. pilicornis*); así como las especies afidícolas o generalistas: *L. humile*, *P. pallidula* y *T. nigerrima*. *C. auberti*, aunque aparece un número relativamente alto de individuos (como especie con preferencias afidícolas, Bernard 1968), lo hace en un solo pino, y con un número de observaciones bajo (1,3% observaciones). Con *T. nigerrima* pasa algo parecido, ya que aunque aparecen más de 100 individuos, lo hacen en pocos pinos y con una frecuencia de observación baja (1,6%).

El número total de individuos y la frecuencia de observaciones/zona, de todas las especies en su conjunto, siguen la relación: zona 1 > zona 2 > zona 3 (tabla 9). Por lo tanto, no sólo el número de individuos es mayor en las zonas en las que hormiga argentina está presente, sino que además la ocupación de los árboles es más constante. Esto a pesar de que entre las especies nativas hay arborícolas (*C. scutellaris* o *C. lateralis*), o terrícolas pero afidícolas (*C. pilicornis*, *C. auberti* o *T. nigerrima*, Bernard 1968).

	<i>Lhum</i>	<i>Cflo</i>	<i>Clat</i>	<i>Caub</i>	<i>Ppal</i>	<i>Cpil</i>	<i>Cscu</i>	<i>Tnig</i>
ZONA 1	46006 (601)							
ZONA 2	14057 (495)	12 (11)	16 (13)	121 (26)	130 (14)	38 (17)		64 (11)
ZONA 3		13 (10)	89 (54)		882 (113)	274 (114)	273 (37)	109 (20)

Tabla 9. Total de individuos sobre pinos/zona, en los 8 meses y, entre paréntesis, número de observaciones de cada especie/zona (total 640 = 8 meses * 8 horas * 10 pinos/zona). *Lhum* = *L. humile*; *Cflo* = *C. floricola*; *Ppal* = *P. pallidula*; *Tnig* = *T. nigerrima*; *Asen* = *A. senilis*; *Lrab* = *L. rabaudi*; *Cpil* = *C. pilicornis*; *Cscu* = *C. scutellaris*; *Mmar* = *M. maroccanus*.

La zona 1 está únicamente ocupada por hormiga argentina. En la zona 2 respecto a la zona 3 hay una disminución general de todas las especies nativas, que es más o menos acusada según la especie, por ejemplo, *C. scutellaris* ni siquiera aparece en la zona 2.

En cuanto a la actividad mensual, en la figura 8 se representa el ciclo de actividad mensual de las especies arborícolas y de *L. humile*, según el número de individuos localizados en pinos.

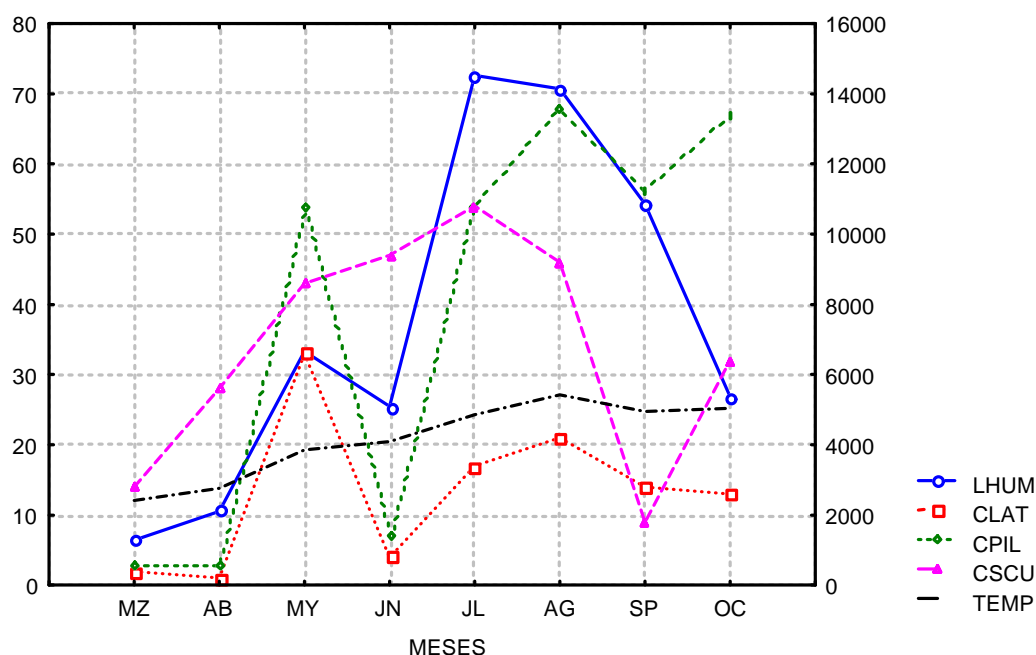


Figura 8. Actividad mensual de las especies arborícolas (CLAT = *C. lateralis*; CPIL = *C. pilicornis*; CSCU = *C. scutellaris*) y de *L. humile* (LHUM), según el número de individuos localizados en pinos. (TEMP = temperatura media mensual). Todas las especies y temperatura eje Y1, excepto *L. humile* (eje Y2).

En junio aparece una disminución en la actividad de todas las especies posiblemente porque el día estuvo algo nublado, con lo que la temperatura máxima fue menor que la de los meses anteriores y posteriores (t^a máxima: mayo=33°C, junio=30°C, julio=37°C). *L. humile* presenta un máximo de actividad entre julio y agosto, estando muy correlacionados los ritmos de esta especie según individuos en pinos y en cebos (Correlación de Spearman $r_s=0,88$; $p=0,003$). En cuanto a las especies arborícolas nativas, en general, aparece la mayor parte de la actividad desde mayo hasta agosto.

Al considerar el solapamiento en la actividad mensual (tabla 10), se encuentra que todas las especies coinciden en gran medida (en todos los casos con un valor mayor a 0,844).

SOLAPAMIENTO	<i>L. humile</i>	<i>C. lateralis</i>	<i>C. pilicornis</i>	<i>C. scutellaris</i>
<i>L. humile</i>	1,000	0,940	0,950	0,922
<i>C. lateralis</i>	0,940	1,000	0,971	0,884
<i>C. pilicornis</i>	0,950	0,971	1,000	0,855
<i>C. scutellaris</i>	0,922	0,884	0,855	1,000

Tabla 10. Solapamiento de nichos, según Horns, referido a frecuencia mensual de individuos en pinos y tomando como recursos los ocho meses muestreados.

Respecto a la actividad diaria (tabla 11), la hormiga argentina prácticamente se reparte entre el día y la noche. Sin embargo, en los cebos aparecía más nocturna (74% de la actividad) que diurna (26%). Este hecho posiblemente se debe a los cambios microclimáticos que se dan en ambos medios, ya que en el suelo las temperaturas que se alcanzan son más extremas que en los árboles (Cerdá *et al.* 1989). Este patrón se repite en *P. pallidula* y *T. nigerrima*. *C. pilicornis* es nocturna y *C. scutellaris* y *C. lateralis* (de acuerdo con Schembri & Collingwood 1981), aparecen mayoritariamente como diurnas. Sobre pinos entonces, *C. scutellaris* se muestra preferentemente como diurna (aunque también hay avistamientos nocturnos), pero cuando apareció en un cebo, quizá por el estímulo que le suponía se mantuvo en él durante la noche (de 22 individuos avistados, 20 (91,7%) fueron en la noche, aunque hay que tener en cuenta que fue en una sola ocasión.

PINOS	DIA	NOCHE
<i>Linepithema humile</i>	29825 (49,7%)	30174 (50,3%)
<i>Crematogaster scutellaris</i>	266 (97,4%)	7 (2,6%)
<i>Camponotus lateralis</i>	100 (95,2%)	5 (4,8%)
<i>Camponotus pilicornis</i>	3 (1%)	309 (99%)
<i>Pheidole pallidula</i>	533 (52,7%)	479 (47,3%)
<i>Tapinoma nigerrima</i>	164 (94,7%)	9 (%5,3)
<i>Crematogaster auberti</i>	113 (93,4%)	8 (6,6%)
<i>Cataglyphis floricola</i>	25 (100%)	

Tabla 11. Frecuencia de obreras en observaciones diurnas (hora solar: 7.30, 10.30, 13.30, 16.30), o nocturnas (19.30, 22.30, 1.30, 4.30).

Al igual que sucedía en cebos, las especies que pueden estar activas tanto de día como de noche modifican su actividad en función de la temperatura, de manera que los meses más calurosos presentan picos de actividad nocturnos, y los meses más frescos picos de actividad diurnos o crepusculares. Como ejemplo, en la figura 9 se representan los ritmos diarios de *L. humile* en los distintos meses, según individuos encontrados en pinos. Se observa cómo en los meses más frescos (marzo-mayo y octubre) *L. humile* aparece más diurna, mientras que en los más calurosos (junio-septiembre) es más crepuscular, con una disminución importante de la actividad al medio día. El que las especies modifiquen sus ritmos según la temperatura, aparece en realidad como un fenómeno general, incluso en especies que son estrictamente diurnas o nocturnas. *C. scutellaris*, aunque en este área se mostró preferentemente diurna, modifica su actividad según el mes, de manera que en los meses más frescos es más diurna, y en los más calurosos está más activa en las primeras horas de la mañana y últimas de la tarde, con una disminución de la actividad a medio día. *C. pilicornis*, aunque sea nocturna, en mayo presenta un pico de actividad a las 19.30, mientras que en julio o agosto es la las 4.30 de la madrugada.

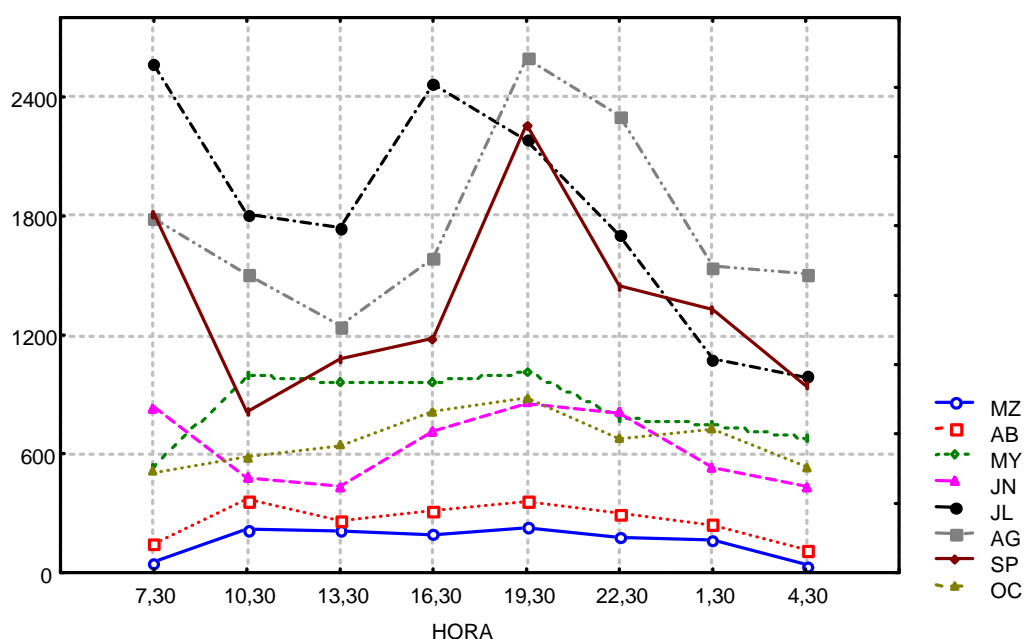


Figura 9. Ritmos diarios de *L. humile*, en los distintos meses, según obreras cuantificadas en pinos.

Al analizar la actividad de las especies en función de la temperatura ambiental (figura 10), se observa cómo las diferentes especies presentan una mayor actividad a distintas temperaturas, siendo *C. lateralis* la que tolera las temperaturas más elevadas, y a continuación *C. scutellaris* y *L. humile* que se mueven preferentemente en rangos intermedios de temperatura. *C. pilicornis* es la menos termófila. Por otro lado, observando el rango de temperaturas entre los deciles 1 y 9, las especies dominantes (*C. scutellaris*, *L. humile*, *P. pallidula*) presentan una mayor amplitud de nicho en este sentido, es decir pueden estar activas en un mayor rango de temperaturas, mientras que las especies subordinadas (*C. lateralis*, *C. pilicornis*) están más restringidas por la temperatura (el carácter dominante o subordinado de estas especies, se ha discutido en los capítulos 2 y 3).

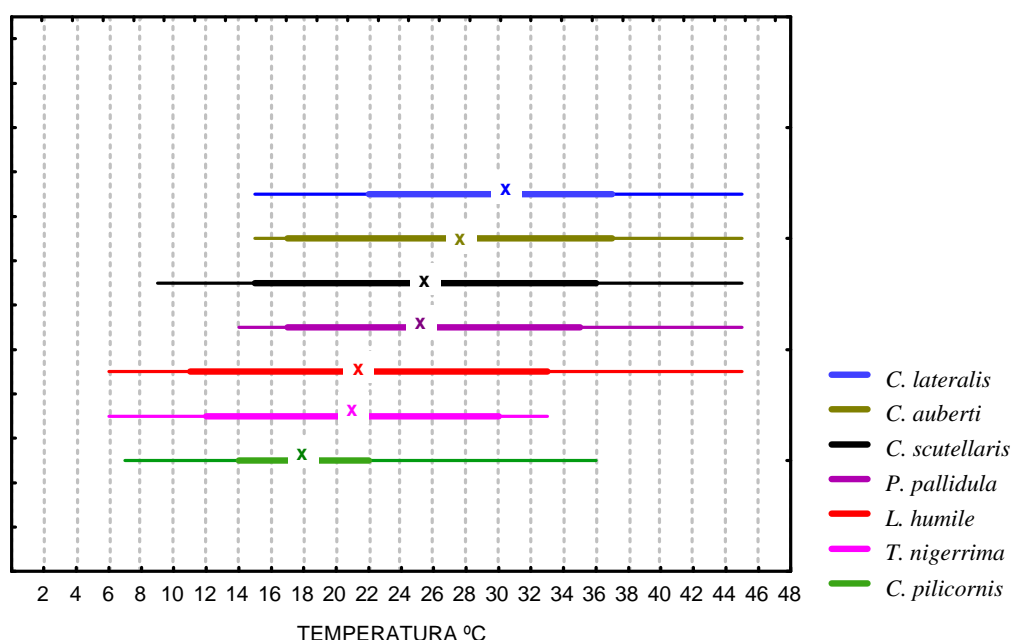


Figura 10. Media aritmética (x), valores máximo y mínimo (línea delgada), y deciles D1 y D9 -por tanto con el 80% de individuos en pinos- (línea gruesa) , con respecto a la temperatura ambiente.

Las especies, al igual que sucedía en cebos, no suelen compartir los pinos, de 1920 observaciones, sólo en el 4,4% apareció más de una especie. *L. humile* únicamente compartió el pino un 2,3% de las ocasiones (siempre en la zona 2, donde esta especie alcanzaba menor densidad que en la zona 1).

Las especies nativas son algo más tolerantes, así *C. lateralis* compartió el pino en un 53,7% de las observaciones, *C. pilicornis* un 27,4% y *C. scutellaris* un 21,6% (de 37 observaciones positivas de *C. scutellaris*, se encontró compartiendo el pino en 8 ocasiones, 7 de ellas con *C. lateralis*).

MATORRAL

Con respecto al estudio del matorral, se encontró un uso relativamente escaso. De cualquier manera, apareció un total de 284 individuos: 201 de *L. humile*, 51 de *C. auberti*, 14 de *C. lateralis*, 8 de *C. floricola*, 4 de *P. schmitzii*, 2 de *C. scutellaris*, 2 de *T. nigerrima*, 1 de *C. pilicornis* y 1 de *L. rabaudi*.

El uso que las hormigas le daban a los matorrales era atender las colonias de áfidos o alimentarse de néctar, y en el caso de las *Cataglyphis floricola* también recoger pétalos de las flores de *Halimium halimifolium* (ver Cerdá *et al.* 1992 y 1996b).

PRESAS

Recolectando presas, se encontraron 7 especies de hormigas (tabla 12). En la zona 1 aparece únicamente hormiga argentina. En la zona 2 aparecen además 4 especies nativas, a señalar *C. floricola* (que encuentra un 16,9% de las presas) y *P. pallidula* (con un 6,3%). En la zona 3 los valores están más diversificados, encontrando *P. pallidula* un 46,4% de las presas, *C. floricola* un 31,4% y *T. nigerrima* un 13,5%.

	ZONA 1	ZONA 2	ZONA 3
<i>L. humile</i>	254	100	
<i>C. floricola</i>		24	45
<i>P. pallidula</i>		9	63
<i>T. nigerrima</i>		4	21
<i>L. rabaudi</i>		3	12
<i>C. auberti</i>		4	1
<i>A. senilis</i>		1	

Tabla 12. Número de presas encontrado por cada especie de hormiga/zona.

Comparando los valores de las especies nativas en la zona 2 y en la zona 3, se observa que en general hay una disminución de todas ellas en presencia de la hormiga argentina, aunque algunas se ven más afectadas que otras. Así, las diferencias son mayores en *P. pallidula* y *T. nigerrima*, y menores en *C. floricola*.

Con el fin de analizar la eficacia relativa de las especies nativas al localizar las presas o al utilizar los cebos en presencia o ausencia de la hormiga argentina, se relacionan los valores para cada zona en ambos experimentos. Así, se representa en la figura 11 el porcentaje de individuos encontrados sobre cebos frente al porcentaje de presas localizadas, por *L. humile* y cada una de las especies nativas que coinciden en ambos experimentos y en las zonas 2 y 3.

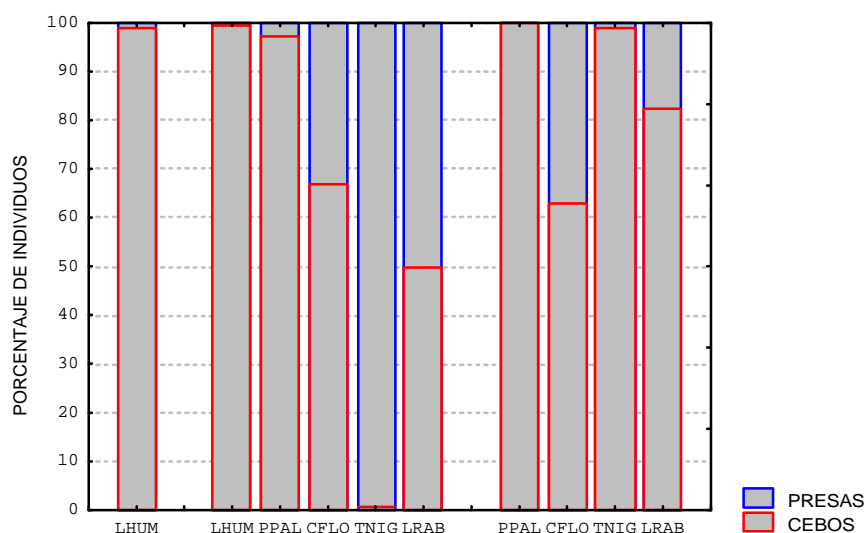


Figura 11. Porcentaje de individuos dedicados a la recolección de presas o explotación de cebos, para cada especie/zona.

L. humile dedica en las zonas que aparece, una relación similar de individuos en ambos experimentos, siendo mucho mayor el número dedicado a la explotación de los cebos.

P. pallidula en la zona 2 localiza un mayor porcentaje de presas que en la zona 3, aunque en ambas prefiere el uso de cebos. *T. nigerrima* en la zona 2 nunca apareció sobre cebos, sólo localizando presas, mientras que en la zona 3, en ausencia de *L. humile*, hace un gran uso de los cebos. *L. rabaudi*

en la zona 2 reparte sus individuos entre la búsqueda de presas y la explotación de cebos. En la zona 3, sin embargo, es más habitual verla sobre cebos, aunque nunca empleando un porcentaje de individuos tan alto como las especies anteriores. *C. floricola* es la especie que menor variación presenta en ambas zonas, apareciendo con frecuencia tanto en los cebos como en la búsqueda de presas. Por tanto, la hormiga argentina está modificando de forma diferencial, no sólo la densidad de las especies nativas sino también su comportamiento, este hecho se refleja especialmente en los casos de *P. pallidula* y *T. nigerrima*.

DISCUSIÓN

Se han señalado entre otros los siguientes factores para la coexistencia de las especies: selección de microhábitat, diferencias en los ritmos de aprovisionamiento, estacionales y diarios, y en las estrategias de recolección de alimento (Andersen & Patel 1994, Carroll & Janzen 1973, Cerdá *et al.* 1986 y 1998a, Herbers 1985, Hölldobler & Wilson 1990, Levings 1983, Lynch 1981, Perfecto 1994, Retana *et al.* 1992).

SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT

En cuanto a la selección de microhábitat, el reparto altitudinal de lugares de nidificación o alimentación diversifica los recursos (Lynch 1981, Schoener 1974).

En la comunidad nativa estudiada se encuentran especies terrícolas y arborícolas que rara vez coinciden, con lo que se permite que distintas especies territoriales y agresivas puedan coexistir, tal es el caso, por ejemplo, de *P. pallidula* y *C. scutellaris* (Bernard 1968, y capítulo 3).

La hormiga argentina explota ambos medios, ya que aunque es una especie terrícola sube a los árboles para alimentarse de las colonias de cóccidos, con lo que interacciona con ambos tipos de especies (tabla 1).

DIFERENCIAS EN LOS RITMOS DE APROVISIONAMIENTO

Las diferencias en la actividad de búsqueda de alimento en especies simpátricas, traen un reparto temporal de los recursos (Andersen 1983, Baroni Urbani & Kanno 1974, Bernstein 1979, Brieske & Macauley 1980, Fellers 1989, Klotz 1984, Lynch 1981, Lynch *et al.* 1980, Schoener 1974).

En la comunidad estudiada se encuentran diferencias en la actividad estacional y en la actividad diaria entre las especies. En cuanto a la primera, aunque en general, todas las especies estudiadas (incluyendo la hormiga argentina) tienen una actividad mensual con un elevado grado de solapamiento, *T. nigerrima*, de acuerdo con los resultados obtenidos por Cerdá *et al.* (1989) en Barcelona, tiende a estar activa en los meses más frescos, al comienzo de la primavera fundamentalmente (figura 3). Por tanto, dentro de la comunidad de especies nativas aunque *P. pallidula* y *T. nigerrima* son especies que podrían llegar a competir por sus parecidas características ecológicas (Bernard 1968, Bonaric 1971, Cerdá *et al.* 1989, Rodríguez 1980) pueden coexistir porque presentan una actividad estacional diferente.

La hormiga argentina, en su actividad estacional, solapa en gran medida con la mayoría de las especies nativas (tablas 6 y 10), con lo que pueden producirse frecuentes encuentros.

En cuanto a los ritmos de actividad diarios y la tolerancia de las temperaturas en las diferentes especies, en otros estudios llevados a cabo en ambientes mediterráneos, se ha encontrado que la actividad de las hormigas está fuertemente influenciada por las temperaturas (Cerdá *et al.* 1998a y 1998c, Cros *et al.* 1997, Dean 1992, Markin 1970b, Retana & Cerdá 2000), ya sea por fenómenos de competencia o por la tolerancia fisiológica a las condiciones físicas (Cerdá *et al.* 1998a). Las especies que comparten un mismo hábitat con frecuencia tienen diferentes tolerancias y pecorean a distintas horas del día (Gallé 1991, Hunt 1974, Torres 1984), este hecho favorece un incremento en la riqueza y la diversidad .

En el caso de la comunidad de hormigas arborícolas nativas, las especies de *Camponotus* (*C. lateralis* y *C. pilicornis*), una desarrolla su actividad sobre todo durante el día, mientras que la otra es nocturna, con lo que rara vez coinciden (tabla 11). De las dos especies arborícolas principalmente diurnas (*C. scutellaris* y *C. lateralis*) no sólo solapan en gran medida en cuanto a las temperaturas a las que están activas (figura 10), sino que además se establece una relación entre ambas especies, ya que *C. lateralis* utiliza las pistas tróficas de *C. scutellaris* (Baroni Urbani 1969 y capítulo 2). El resto de especies utilizan los árboles como recurso ocasional, posiblemente gracias a la baja presencia de especies dominantes arborícolas (*C. scutellaris*) y ausencia de otras como *L. brunneus*, frecuentes en alcornoques del interior de la reserva (capítulo 2).

En la comunidad de hormigas terrícolas, las especies dominantes, es decir, las más abundantes, territoriales y agresivas (Andersen & Patel 1994, Greenslade & Halliday 1983, Punttila *et al.* 1994, Savolainen 1990), por tanto

L. humile, *P. pallidula* y *T. nigerrima*, están activas tanto de día como de noche, aunque evitan las temperaturas elevadas (tabla 7 y figura 7). Posiblemente esta plasticidad sea una ventaja más para estas especies, o bien sea un reflejo de su carácter como dominantes, ya que podría ocurrir que las especies subordinadas estén restringiendo su actividad a horas menos óptimas, más cercanas a sus temperaturas críticas (Cerdá *et al.* 1998a y 1998c, Cros *et al.* 1997, Retana & Cerdá 2000). De hecho, *L. humile*, *T. nigerrima* y *P. pallidula* presentan una mayor amplitud de nicho en el uso de las temperaturas frente al resto de las especies (figura 7). Por tanto, en este caso, las especies dominantes, con la hormiga argentina a la cabeza, son las que tienen una mayor tolerancia para los cambios de temperaturas. Los resultados encontrados por otros autores en este sentido para *L. humile* apoyan esta teoría, así Human *et al.* (1998) encuentran que *L. humile* puede ocupar nichos de temperatura y humedad mayores que los de muchas de las especies nativas que estudiaron. Esto permitiría a *L. humile* estar activa durante más tiempo, con lo que tendría más facilidad para acceder a nuevas áreas, establecer colonias y monopolizar los recursos. Sin embargo, no soportan las altas temperaturas, así Silva (1955) y Tremper (1976), encuentran que *L. humile* presentan una baja tolerancia a las temperaturas altas y se desecan con relativa facilidad. Esto teóricamente permitiría la presencia de especies termófilas. De hecho, *C. floricola*, especie adaptada a las elevadas temperaturas (Ruano & Tinaut 1993, Tinaut 1993), es la que solapa espacialmente en mayor medida con la hormiga argentina (tabla 5).

En cuanto al resto de las especies nativas, la hormiga argentina al estar activa tanto de día como de noche, en ambos medios (terrácola y arborícola, tablas 7 y 11), en principio podría entrar en conflicto con prácticamente todas ellas.

ESTRATEGIAS DE RECOLECCIÓN DE ALIMENTO

Desde los cazadores o recolectores solitarios hasta los que pecorean habitualmente en grandes grupos, hay todo un conjunto de estrategias (Hölldobler & Lumsden 1980, Traniello 1989). Con frecuencia se encuentra que una misma especie utiliza varias de estas estrategias dependiendo del tipo de alimento que se trate o las condiciones de competencia que existan (Ferradas *et al.* 1986, Lynch *et al.* 1980, Perfecto 1994).

En la comunidad de hormigas estudiada aparecen especies que frente a una fuente de alimento, emplean reclutamiento en masa (ejemplo: *L. humile*, *P. pallidula*, *T. nigerrima*), reclutamiento en grupo (*A. senilis*) y por último especies que no reclutan (*C. floricola*) (figura 4).

La hormiga argentina presenta reclutamiento en masa. Pero, en la figura 4 se observa que *P. pallidula* recluta un mayor número de individuos que la especie introducida. Asimismo, en la tabla 5 se observa que las especies nativas en general (zona 3) hacen un uso mayor y más continuado de los cebos, que la hormiga argentina (zona 1). Sin embargo, ya se ha comentado como algunos autores encuentran que la hormiga argentina parece explotar de forma más eficaz el medio que las especies nativas, reclutando a cebos en mayor proporción y con mayor rapidez y explorando el espacio de forma más efectiva (Deneubourg *et al.* 1990, Gordon 1995, Goss *et al.* 1989, Holway 1998a y 1999, Human & Gordon 1996, Nonacs & Soriano 1998, Van Vorhis & Baker 1986). Pero en estos trabajos, o bien se trata la hormiga argentina de forma aislada, sin profundizar en el comportamiento de otras especies, o no se presenta una relación clara entre la eficacia real de la especie en relación a la densidad de obreras, por lo que es posible que esta mayor rapidez y número de individuos reclutados se deba en realidad a la mayor densidad de obreras.

En la zona 2, de solapamiento de las especies nativas y la hormiga argentina, es donde se hace un menor uso de los cebos. De hecho, se encuentra una frecuencia relativa elevada de cebos desocupados (39,4% de observaciones), lo que resulta inesperado. Se ha descrito como en los bordes de la distribución de las especies dominantes suele quedar una “tierra de nadie”, con lo que las interacciones agresivas se reducen (Adams 1994, Czechowski 1990, Haering & Fox 1987, Haskins & Haskins 1965, Mabelis 1984, Mercier *et al.* 1997, Savolainen & Vepsäläinen 1989). Este podría ser el caso, es decir quizá se esté en una zona en la que la hormiga argentina aún no haya llegado a colonizar, pero la presencia de obreras exploradoras disuade a las otras especies de explotar este lugar con la misma intensidad que cuando la hormiga argentina no está presente.

Respecto a la eficacia de las diferentes especies nativas explotando los recursos ofrecidos, *C. floricola* es la que se muestra más especializada en la recogida de presas, mientras que *P. pallidula* muestra una gran eficacia explotando los cebos (tabla 4 y figura 4). Ya se ha comentado como un mecanismo que permite la coexistencia en comunidades de hormigas, es el que asume que las especies que son mejores defendiendo y/o usurpando los recursos son más lentas en el descubrimiento de nuevos recursos. Las especies que emplean fuertes reclutamientos y dominan los recursos, son mejores explotando aquellos recursos mayores. Las especies que optimizan la velocidad de sus obreras exploradoras, son mejores explotando recursos de tamaños tales que son capaces de transportar en solitario (Cerdá & Retana 1989, Cerdá *et al.* 1998b, Feener 2000, Fellers 1987, Perfecto 1994, Retana *et al.* 1991). Los casos de *P. pallidula* y *C. floricola* se ajustan a esta teoría. La

hormiga argentina, en este caso optimizaría la defensa de grandes recursos. De hecho, en este área parece basar su alimentación en la explotación de colonias de cóccidos de pinos (tabla 8), que representan fuentes ricas de alimento relativamente estables en tiempo y localización.

CÓMO AFECTA LA HORMIGA ARGENTINA A LA COMUNIDAD NATIVA

Se ha estado viendo en los resultados como la hormiga argentina afecta a las especies nativas, alterando no sólo la densidad sino también su comportamiento. Pero además, cómo algunas de estas especies se ven más afectadas por la presencia de hormiga argentina que otras. En el estudio de comunidades de hormigas, se ha señalado con frecuencia la existencia de una jerarquía de dominancia que marca las relaciones entre las especies (Andersen 1992, Hölldobler & Wilson 1990, Vepsäläinen & Pisarski 1982). Según estos autores, las especies que están en lo más alto de la jerarquía son las que entraran en conflictos mayores, por lo tanto *L. humile* afectaría más desde un principio a las especies que como *P. pallidula*, *C. scutellaris* y *T. nigerrima* defienden fuentes de alimento de una manera agresiva.

De hecho, en la comunidad estudiada, se observa como la especie que se ve más afectada tanto en su densidad, como en su comportamiento por la presencia de hormiga argentina es *P. pallidula*. Ambas especies presentan características similares que hacen que coincidan en muchos de sus requerimientos: presentan una actividad estacional muy parecida (tabla 8), ambas pueden estar activas tanto de día como de noche, solapando en el uso de temperaturas en gran medida (figura 7), ambas tienen reclutamiento en masa (Figura 4) y defienden las fuentes de alimento (capítulo 3), todos estos factores hacen que compitan fuertemente. Así, por ejemplo *P. pallidula* emplea diferentes estrategias en la zona 2 y en la zona 3, ya que en presencia de la hormiga argentina ocupa muchos menos cebos en relación a la cantidad de presas que localiza. Esto se debe a que el uso de cebos requiere una permanencia sobre la fuente de alimento que la hormiga argentina impide mediante interacciones agresivas, mientras que una única obrera es capaz de encontrar una presa y llevarla rápidamente al nido. En la zona en la que no coincide con hormiga argentina, sin embargo, prima el uso de los cebos, que representan fuentes mayores de energía, frente a la localización de presas (figura 11). Asimismo *T. nigerrima* y *L. rabaudi* también presentan este cambio comportamental. La estrategia de modificación en la forma de recolección de alimento ya ha sido observada en otras especies frente a variaciones en la disponibilidad de recursos (Davidson 1977a y 1977b), incluso por presencia de especies dominantes (Lynch *et al.* 1980). Por otro lado, *C. floricola* se ve menos afectada por la presencia de la hormiga argentina, posiblemente por

su comportamiento sumiso y porque solapan poco en sus ritmos de actividad diarios (tabla 7 y figura 7, y capítulo 3).

Por último, considerando las especies nativas, se encuentra una comunidad estable de hormigas en la zona no ocupada por *L. humile*, gracias a las diferentes estrategias en la explotación del medio: selección de microhábitat, uso de diferentes técnicas de alimentación, o distribución temporal de los recursos. Cuando *L. humile* se introduce interacciona con todas las especies, alterando la comunidad, no sólo en cuanto a la densidad de poblaciones de hormigas nativas, sino también en su comportamiento. Ninguna de las especies que aparecen en la zona de estudio se mostró competitivamente superior a la hormiga argentina, ya que aunque quizá algunas en sus estrategias sean más hábiles que la especie introducida, las elevadas densidades de obreras de *L. humile* hacen que terminen por acaparar los recursos, defendiendo el territorio de forma agresiva (De Kock *et al.* 1992, Erickson 1971, Fluker & Beardsley 1970, Human & Gordon 1999, Sanders *et al.* 2001, Tremper 1976, Wilson 1971).

La hormiga argentina en Norte América y Sudáfrica, ha tenido un impacto devastador sobre las faunas locales (Feener 2000). Majer (1994) encuentra, sin embargo, que en Australia *L. humile* no suele aparecer en medios naturales y lo achaca a la resistencia de algunas especies de *Iridomyrmex*. Way *et al.* (1997), afirman que *C. scutellaris* y *P. pallidula* frenan el avance de *L. humile* en zonas arboladas, así como que *T. nigerrima* y *T. hispanicum* lo frenan en zonas abiertas. Sin embargo, ninguna de estas especies aparece como competidora para la hormiga argentina en Doñana, la que posiblemente más bien se vea limitada por las condiciones especialmente duras de algunos de sus ecotopos (sobre todo la xerofilia). De hecho, Holway en California (1998a) encontró que los factores que limitan el avance de la hormiga argentina son abióticos, sobre todo la falta de una fuente de humedad permanente. La resistencia de las especies nativas en California, se mostró insignificante ante el avance de la especie introducida, a pesar de ser un área con una gran riqueza. Estos resultados contradicen la hipótesis de resistencia biótica y son en realidad sorprendentes dada la importancia de la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades de hormigas (Hölldobler & Wilson 1990). Una posible explicación para este hecho es que la asimetría competitiva entre la hormiga argentina y las especies nativas es tan grande que el rango de invasión está determinado por la disponibilidad abiótica. Esta asimetría vendría dada por las características de la especie, sobre todo por su superioridad numérica, y por no tener la influencia de sus enemigos naturales (Fluker & Beardsley 1970, Holway 1999, Human & Gordon 1999, Suarez *et al.* 1998, Woodworth 1910).

CONCLUSIONES



"Los seres humanos podían descifrar el secreto de todo lo que existe en el mundo: del vuelo de un águila, de los hormigueros, de la luna, del amanecer y el ocaso, de la vida, de la muerte, de todo. Todo, todo podían entenderlo, incluso la luz y la oscuridad; sin embargo, no alcanzaban a comprender al ser humano. No podían descubrir su secreto."

Ya'ar Kemal. *La furia del monte Ararat*

CONCLUSIONES

1. La hormiga argentina se localiza principalmente en alrededores de zonas humanizadas, aunque también ha aparecido en ambientes relativamente alejados de éstas. Existen similitudes en los medios humanizados, en cuanto a vegetación y mirmecofauna, pero no poseen menor riqueza en hormigas que las zonas naturales, ni tampoco únicamente especies subordinadas que pudieran facilitar la colonización. *Linepithema humile* se encuentra sobre todo en estas zonas, fundamentalmente por su tipo de dispersión facilitada por el hombre.

2. Las especies nativas de la comunidad terrícola estudiada coexisten gracias al uso de distintas estrategias en la explotación del medio. Cuando *L. humile* aparece, altera la comunidad, no sólo en cuanto a densidad de hormigas nativas, sino también en su comportamiento. De cualquier manera, aparecen especies que se ven afectadas rápidamente por la hormiga argentina, y otras que la toleran algo más. La más afectada es *Pheidole pallidula* ya que ambas especies presentan características ecológicas similares. Las más tolerantes son *Oxyopomyrmex saulcyi*, *Cardiocondyla batesii* y *Cataglyphis floricola*, sobre todo por el pequeño tamaño de sus colonias, su comportamiento esquivo y, en el caso de *C. floricola*, por diferencias en los ritmos de actividad.

3. Se ha encontrado en el Parque Nacional una comunidad de hormigas arborícolas, en la que la competencia interespecífica ejerce una gran influencia. La presencia de la hormiga argentina, altera su estabilidad, ya que desplaza a todas las especies, incluyendo a algunas dominantes, como *Crematogaster scutellaris* o *Lasius brunneus*.

4. En las hormigas de Doñana aparece una jerarquía de dominancia, con las especies encuadradas en diferentes categorías. El nivel inferior, con especies subordinadas, incluye por ejemplo a *C. floricola*. El nivel intermedio, con especies que defienden las fuentes de alimento comprende a algunas como *P. pallidula* o *Tapinoma nigerrima*. En el nivel superior, con especies que defienden territorios absolutos, sólo aparece la hormiga argentina.

5. Las especies de los niveles jerárquicos superior e intermedio muestran en los enfrentamientos agonísticos “La Estrategia del Burgués”. De manera que en las fuentes de alimento, en solitario se comportan de forma subordinada. Sin embargo, cuando están acompañadas por otros individuos de su colonia se muestran dominantes, defendiendo el alimento de forma agresiva.

6. Ninguna de las especies nativas estudiadas se mostró competitivamente superior a la hormiga argentina, ya que aunque algunas en sus estrategias defensivas o de alimentación son más hábiles que la especie introducida, ésta alcanza tal densidad de obreras que termina por acaparar los recursos.

7. La hormiga argentina en Doñana, ve limitado su avance fundamentalmente por las condiciones abióticas, sobre todo el carácter xerófito de la zona. No se puede descartar que aún pueda colonizar hábitats desocupados, adecuados a sus requerimientos fisiológicos.

8. *L. humile* se muestra capaz de desplazar a las especies nativas gracias a la ausencia de enemigos naturales y a algunos aspectos de su biología, como son: su gran agresividad interespecífica y nula intraespecífica (fuera de sus hábitats originarios), el presentar una elevada tolerancia a los cambios de temperatura, y sobre todo por formar grandes unicolonias, que defienden territorios absolutos de forma agresiva.

9. La hormiga argentina muestra habilidades competitivas diferentes a nivel individual y de colonia, siguiendo las “Leyes de Combate de Lanchester”. Con frecuencia las obreras en solitario pierden las contiendas ante especies con individuos de mayor tamaño. Sin embargo, a nivel colonial, al alcanzar enormes densidades de obreras siempre se mostró vencedora, desplazando o aniquilando a las especies nativas.

10. Los resultados obtenidos, al reflejar la distribución y estrategias de alimentación de la hormiga argentina, proporcionan una base de conocimiento para futuras actuaciones de control.

BIBLIOGRAFÍA



El perezoso

Vete a ver a la hormiga, perezoso, observa sus costumbres, y aprende.

Aunque no tiene capataz, ni jefe ni inspector, hace acopio de grano en verano, recoge su comida durante la siega.

¿Hasta cuándo dormirás, perezoso? ¿Cuándo te levantarás de tu sueño?

Duermes un rato, un rato te amodorras, cruzas los brazos, y a descansar.

Y te llega la miseria del vagabundo y la indigencia del mendigo.

Proverbios, capítulo 6, versículos 6-11

BIBLIOGRAFIA

- Acosta, F.J., Martínez Ibáñez, M.D. & Serrano, J.M. 1983a. Contribución al conocimiento de la mirmecofauna del encinar peninsular. II: principales pautas autoecológicas. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 7:297-306.
- Acosta, F.J., Morales, M. & Serrano, J.M. 1983b. Capacidad de transcripción de una mirmecocenosis en un medio adverso. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 7:151-158.
- Adams, E.S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, 97:202-208.
- Agbogba, C. 1985. Observations sur la récolte de substances liquides et de sucs animaux chez deux espèces d'*Aphaenogaster*: *A. senilis* et *A. subterranea* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux*, 32(4):427-434.
- Altieri, M.A. & Schmidt, L.L. 1984. Abundance patterns and foraging activity of ant communities in abandoned, organic and commercial apple orchards in Northern California. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 11:341-352.
- Andersen, A.N. 1983. Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of Northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 8:127-137.
- Andersen, A.N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *The American Naturalist*, 140(3):401-420.
- Andersen, A.N. & Patel, A.D. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia*, 98:15-24.
- Araña (El doctor Araña). 1887. *Las Hormigas*. Garnier Hnos. editores. 127 pp.
- Aron, S. & Passera, L. 1999. Mode of colony foundation influences the primary sex ratio in ants. *Animal Behaviour*, 57:325-329.
- Aschmann, H. 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystem. In di Castri, F. and Mooney, H.A. (ed). *Mediterranean type ecosystems*. Springer-verlag. Berlin. pp.11-19.
- Barber, E.R. 1916. The Argentine ant: distribution and control in the united States. *Bulletin U.S. Department of Agriculture*, 377:1-23.
- Baroni Urbani, C. 1969. Trail sharing between *Camponotus* and *Crematogaster*: some comments and ideas. *Process of VI Congress of International Union for the Study of Social Insects*, Bern, 1:11-17.
- Baroni Urbani, C. & Kannowski, P.B. 1974. Patterns in the red imported Fire ant settlement of a Louisiana pasture: some demographic parameters interspecific competition and food sharing. *Environmental Entomology*, 3(5):755-760.
- Basset, Y. & Kitching, R.L. 1991. Species number, species abundance and body length of arboreal arthropods associated with an Australian

- rainforest tree. *Ecological Entomology*, 16:391-402.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1997. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, S.A., Barcelona, 886 pp.
- Benois, A. 1973. Incidence des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. *Insectes Sociaux*, 20(3):267-296.
- Bernard, F. 1968. *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen*. Ed. Masson. Paris. 411 pp.
- Bernstein, R.A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology*, 48:921-930.
- Bhatkar, A.P. 1988. Confrontation behavior between *Solenopsis invicta* and *S. geminata*, and competitiveness of certain Florida ant species against *S. invicta*. En: *Advances in myrmecology*. Ed. Trager, J.C. Pub.: E.J. Brill., pp.445-464.
- Bhatkar, A., Whitcomb, W.H., Buren, W.F., Callahan, P. & Carlyle, T. 1972. Confrontation behavior between *Lasius neoniger* (Hymenoptera: Formicidae) and the imported fire ant. *Environmental Entomology*, 1(3): 274-279.
- Bonaric, J.C. 1971. *Contribution a l'etude systematique et ecologique des formicides du Bas-Languedoc*. Tesis doctoral. Universidad de Languedoc, Francia. 175 pp.
- Bond, W. & Slingsby, P. 1984. Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*, 65:1034-1037.
- Bouvier, E.L. 1926. *El comunismo en los insectos*. Biblioteca de Ideas y Estudios Contemporáneos, Madrid, 319 pp.
- Brandao, C.R. & Paiva, V.S. 1994. The Galapagos ant fauna and the attributes of colonizing ant species. Pp. 1-10. In: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Brian, M.V. 1952. The structure of a dense natural ant population. *Journal of Animal Ecology*, 21:12-24.
- Briese, D.T. & Macauley, B.J. 1980. Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journal of Ecology*, 5:121-134.
- Bristow, C.M. 1991. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and Argentine ants. *Oecologia*, 87:514-521.
- Buyts, B. 1987. Competition for nectar between Argentine ants (*Iridomyrmex humilis*) and honeybees (*Apis mellifera*) on black ironbark (*Eucalyptus sideroxylon*). *S. Afr. J. Zool.*, 22(2):173-174.
- Buyts, B. 1990. Relationships between Argentine ants and honeybees in South Africa. Pp. 519-524. In: Vander Meer, R.K, Jaffe, K. & Cedeno, A. [eds.]. *Applied myrmecology. A world perspective*. Westview Press, Oxford, 741 pp.
- Carlin, N.F. & Hölldobler, B. 1989. Influence of virgin queens on kin recognition in the carpenter ant *Camponotus floridanus* (Hymenoptera:

- Formicidae). *Insectes Sociaux*, 35(2):191-197.
- Carpintero, S., Tinaut, A., Herrera-Grao, A. & Ferreras-Romero, M. 2000. Estudio faunístico y ecológico de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la cuenca superior del río Hozgarganta (Parque Natural Los Alcornocales, Cádiz). *Boletín de la Asociación española de entomología*, 24(3-4):125-138.
- Carpintero, S., Tinaut, A., Reyes, J. & Arias de Reyna, L. 2001. Estudio faunístico de los formicidos (Hymenoptera, Formicidae) del Parque Nacional de Doñana. *Boletín de la Sociedad Española de Entomología*, 25(1/2), en prensa.
- Carrol, C.R. & Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:231-257.
- Cerdá, X. 1986. *Contribución al estudio de la etología y la ecología de Cataglyphis iberica* (Emery 1906) (Hymenoptera, Formicidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Cerdá, X., Bosch, J., Alsina, A. & Retana, J. 1988. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Societe entomologique de France*, 24:69-75.
- Cerdá, X., Carpintero, S., Cros, S. & Retana, J. 1994. Petal consumption by Southern Spanish ants. En: Lenoir, A. Arnold, G. & Lepage, M., editores. *Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Paris, Sorbonne, 21-27 August*. University of Paris Nord, 399 pp.
- Cerdá, X. & Retana, J. 1988. Descripción de la comunidad de hormigas de un prado sabanoide en Canet del Mar (Barcelona). *Ecologia*, 2:333-341.
- Cerdá, X. & Retana, J. 1989. Estrategias de recolección de cadáveres de insectos en una comunidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae). *Ses. Entom. ICHN-SCL*, 7:109-118.
- Cerdá, X., Retana, J., Bosch, J. & Alsina, A. 1989. Exploitation of food resources by the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hym., Formicidae). *Acta Oecologica*, 10(4):419-429.
- Cerdá, X., Retana, J., Carpintero, S. & Cros, S. 1992. Petals as the main resource collected by the ant *Cataglyphis floricola* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 20:3:315-320.
- Cerdá, X., Retana, J., Carpintero, S. & Cros, S. 1996b. An unusual ant diet: *Cataglyphis floricola* feeding on petals. *Insectes Sociaux*, 43:101-104.
- Cerdá, X., Retana, J., & Cros, S. 1998a. Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12:45-55.
- Cerdá, X., Retana, J., Cros, S. 1998b. Prey size reverses the outcome of interference interactions of scavenger ants. *Oikos*, 82:99-110.
- Cerdá, X., Retana, J. & Manzaneda, A. 1998c. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 117(3):404-412.
- Chopard, L. 1921. La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* var. *Arrogans* Santschi dans le midi de la France. *Annales des Epiphyties*, 7:237-266.

- Chudzicka, E., Pisarski, B. & Skibinska, E. 1990. Origin and variability of the fauna of urbanized areas. *Fragmenta Faunistica*, 34(1):1-16.
- Cole, B.J. 1983. Assembly of mangrove ant communities: colonization abilities. *Journal of Animal Ecology*, 52:349-355.
- Cole, F.R., Medeiros, A.C., Loope, L.L. & Zuehlke, W.W. 1992. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrublands. *Ecology*, 73(4):1313-1322.
- Cros, S., Cerdá, X. & Retana, J. 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, 4(3):269-278.
- Crowell, K.L. 1968. Rates of competitive exclusion by the Argentine ant in Bermuda. *Ecology*, 49:551-555.
- Czechowski, W. 1985. Competition between *Myrmica laevinodis* NYL. and *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera, Formicoidea). *Annales Zoologici*, 39(8):153-173.
- Czechowski, W. 1990. Intraspecific conflict in *Formica exsecta* NYL. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 44:71-81.
- Davidson, D.W. 1977a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58:711-724.
- Davidson, D.W. 1977b. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58:725-737.
- Dean, W.R.J. 1992. Temperatures determining activity patterns of some ant species in the Southern Karoo, South Africa. *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 55(1):149-156.
- Dechene, R. 1970. Studies of some behavioral patterns of *Iridomyrmex humilis* Mayr (Formicidae, Dolichoderinae). *The Wasmann Journal of Biology*, 28(2):175-184.
- De Haro, A. & Collingwood, C.A. 1977. Prospección mirmecológica por Andalucía. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 6(12):85-90.
- De Kock, A.E. 1990. Interactions between the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr, and two indigenous fynbos ant species. *Journal of Entomol. South. Afr.*, 53(1):107-108.
- De Kock, A.E. & Giliomee, J.H. 1989. A survey of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), (Hymenoptera: Formicidae) in South African fynbos. *J. ent. Soc. sth. Afr.*, 52(1):157-164.
- De Kock, A.E., Giliomee, J.H., Pringle, J.L. & Majer, J.D. 1992. *Fire in South African fynbos: ecosystem, community, and species response at Swartboskloof*. Van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., Kruger, F.J. & Van Hensbergen, H.J. eds. Springer-Verlag, Berlin 325 p.
- Delibes, M. 2001. *Vida. La naturaleza en peligro*. Ed. Temas de Hoy, S.A., (T.H.), Madrid, 317.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S. & Pasteels, J.M. 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *Journal of Insect Behavior*, 3(2):159-168.
- Detrain, C. & Pasteels, J.M. 1992. Caste polyethism and collective defense in the ant *Pheidole pallidula*: the outcome of quantitative differences in recruitment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29:405-412.

- DeVries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55:827-843.
- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3-4):283-290.
- Eldridge, S.A. & Traniello, F.A. 1981. Chemical interference competition by *Monomorium minimum* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 51:265-270.
- Erickson, J.M. 1971. The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche*, 78:251-266.
- Espadaler, X. 1981. Les formigues granívores de la mediterrània occidental. *Treballs de la Institució Catalana D'Historia Natural*, 9:39-44.
- Espadaler, X. 1985. *Goniomma kugleri*, a new granivorous ant from the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Formicidae). *Israel Journal of Entomology*, 19:61-66.
- Espadaler, X. & López-Soria, L. 1991. Rareness of certain Mediterranean species: fact or artifact?. *Insectes Sociaux*, 38:365-377.
- Feener, D.H. 2000. Is the assembly of ants communities mediated by parasitoids?. *Oikos*, 90:79-88.
- Fellers, J.H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68(5):1466-1478.
- Fellers, J.H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, 78:69-76.
- Fellers, J.H. & Fellers, G.M. 1976. Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. *Science*, 192:70-72.
- Fellers, J.H. & Fellers, G.M. 1982. Status and distribution of ants in the Crater District of Haleakala National Park. *Pacific Science*, 36(4):427-437.
- Fernández, J.A. 1982. Guía de campo del Parque Nacional de Doñana. Ed. Omega, S.A., Barcelona, 475.
- Fernández Haeger, J. & Rodríguez, A. 1982. Les peuplements de fourmis dans la Sierra Morena Centrale (Espagne) rapports avec l'exposition et la végétation. *Insectes Sociaux*, 29(2):358-368.
- Ferradas, M.A., Acosta, F.J. y Serrano, J.M. 1986. Importancia de las distintas fases del proceso de reclutamiento en hormigas para la explotación de sus recursos alimenticios. *Anales de Biología*, 8:19-26.
- Fluker, S.S. & Beardsley, J.W. 1970. Sympatric associations of three ants: *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala* and *Anoplolepis longipes* in Hawaii. *Annals Entomological Society of America*, 63:1290-1296.
- Font de Mora, R. 1923. Sobre la presencia de la hormiga argentina (*Iridomyrmex humilis*) en Valencia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 23:77-78.
- Forte, P.N. 1956. Some observations on the Argentine Ant campaign in Western Australia. *Journal of Agriculture of Western Australia*, 5(3):1-8.
- Fowler, H.G., Schlindwein, M.N. & Medeiros, M.A. 1994. Exotic ants and community simplification in Brazil: a review of the impact of exotic ants on native ant assemblages, Pp. 151-

162. En: Williams, D.F. [ed.] *Exotic ants. Biology, Impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Fox, B.J., Fox, M.D. & Archer, E. 1985. Experimental confirmation of competition between two dominants species of *Iridomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Ecology*, 10:105-110.
- Frank, N.R. & Partridge, L.W. 1993. Lanchester battles and the evolution of combat in ants. *Animal Behaviour*, 45:197-199.
- Frank, N.R. & Partridge, L.W. 1994. *Lanchester's Theory of Combat, self-organization, and the evolution of Army Ants and cellular societies*. En: Lesli A.R. ed. *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 469 pp.
- Gallé, L. 1991. Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology*, 14:31-37.
- García Mercet, R. 1923. Sobre la *Icerya purchasi* y la hormiga argentina. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 23:14-15.
- Garrido, A. & Ventura, J.J. 1993. *PLagas de los cítricos. Bases para el manejo integrado*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Dirección General de Sanidad de Producción Agraria. Madrid.
- Gaussen, H. 1968. Les indices sérothermique et hygrotermique en Péninsule Hispanique et en Africa du Nord partie N.W. *Collectanea Botánica*, 7:499-504.
- Goetsch, W. 1957. *La vida social de las hormigas*. Editorial Labor, S.A., 218 pp.
- Gómez, C. & Espadaler, X. 1996. Distancias de forrajeo, áreas de forrajeo y distribución espacial de *Aphaenogaster senilis* Mayr (Hym. Formicidae). *Miscellánia Zoológica*, 19(2):19-25.
- Gordon, D.M. 1988. Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Novomessor cockerelli* and *Pogonomyrmex barbatus*). *Oecologia*, 75:114-118.
- Gordon, D.H. 1995. The development of an ant colony's foraging range. *Animal Behaviour*, 49:649-659.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J.L. & Pasteels, J.M. 1989. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76:579-581.
- Grace, J.K., Wood, D.L. & Grunbaum, B.W. 1986. Effect of Argentine ant contamination on ABO blood typing of human saliva samples. *Bulletin of the ESA (Entomological Society of America)*, 147-149.
- Greenslade, P.J.M. 1975. Dispersion and history of a population of the Meat Ant *Iridomyrmex purpureus* (Hymenoptera: Formicidae). *Aust. J. Zool.*, 23:495-510.
- Greenslade, P.J.M. 1976. The meat ant *Iridomyrmex purpureus* as a dominant member of ant communities. *J. Aust. ent. Soc.*, 15:237-240.
- Greenslade, P.J.M. & Halliday, R.B. 1983. Colony dispersion and relationships of Meat ants *Iridomyrmex purpureus* and allies in an arid locality in South Australia. *Insectes Sociaux*, 30(1):82-99.

- Haering, R. & Fox, B.J. 1987. Short-term coexistence and long-term competitive displacement of two dominant species of *Iridomyrmex*: the successional response of ants to regenerating habitats. *Journal of Animale Ecology*, 56:495-507.
- Haney, P.B., Luck, R.F. y Moreno, D.S. 1987. Increases in densities of the citrus red mite, *P.citri* (Acarina: Tetranychidae) in association with the Argentine Ant, *Iridomyrmex humilis* (Hym.: For.) in Southern California citrus. *Entomophaga*, 32(1):49-57.
- Haskins, C.P. & Haskins, E.F. 1965. *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda – Equilibrium or slow replacement?. *Ecology*, 46(5):736-740.
- Haskins, C.P. & Haskins, E.F. 1988. Final observations on *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda. *Psyche*, 95:177-184.
- Hassell, M.P. 1988. *Dinámica de la competencia y la depredación*. Oikos-tau S.A., Barcelona. 102 pp.
- Hee, J.J., Holway, D.A. Suarez, A.V. & Case, T.J. 2000. Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology*, 14(2):559-563.
- Henderson, G., Wagner, R.O. & Jeanne, R.L. 1989. Prairie ant colony longevity and mound growth. *Psyche*, 96(3-4):257-268.
- Herbers, J.M. 1985. Seasonal structuring of a North temperate ant community. *Insectes Sociaux*, 32(3):224-240.
- Hertzer, L. 1930. Response of the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis* Mayr) to external conditions. *Annals Entomological Society of America*, 23:597-600.
- Hölldobler, B. 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia*, 52:208-213.
- Hölldobler, B. & Lumsden, C.J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210:732-739.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Holway, D.A. 1995. Distribution of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in Northern California. *Conservation Biology*, 9(6):1634-1637.
- Holway, D.A. 1998a. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, 115:206-212.
- Holway, D.A. 1998b. Effects of Argentine ant invasion on ground-dwelling arthropods in Northern California riparian woodlands. *Oecologia*, 116(1/2):252-258.
- Holway, D.A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. *Ecology*, 80(1):238-251.
- Holway, D.A. & Case, T.J. 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour*, 59:433-441.
- Holway, D.A., Suarez, A.V. & Case, T.J. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*, 282:949-952.

- Human, K.G. & Gordon, D.M. 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, 105:405-412.
- Human, K.G. & Gordon, D.H. 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in Northern California. *Conservation Biology*, 11(5):1242-1248.
- Human, K.G. & Gordon, D.M. 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux*, 46:159-163.
- Human, K.G., Weiss, S., Weiss, A., Sandler, B. & Gordon, D.M. 1998. Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.*, 27:822-833.
- Hunt, J.H. 1974. Temporal activity patterns in two competing ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 81(2):237-242.
- Huntingford, F.A. & Turner, A.K. 1987. *Animal Conflict*. Chapman and Hall, London, 448 pp.
- Ipinza-Regla, J., Figueroa, G. & Moreno, I. 1984. *Iridomyrmex humilis* (Formicidae) y su papel como posible vector de contaminación microbiana en industrias de alimentos. *Folia Entomológica Mexicana*, 62:111-124.
- Ipinza-Regla, J., Figueroa, G. & Osorio, J. 1981. *Iridomyrmex humilis* "Hormiga Argentina" como vector de infecciones intrahospitalarias. I. Estudio bacteriológico. *Folia Entomológica Mexicana*, 50:81-96.
- Jackson, D. 1984. Competition in the tropics: ants on trees. *Antenna*, 8:19-22.
- Jaffe, K. & Sanchez, C. 1984. On the nestmate-recognition system and territorial marking behaviour in the ant *Camponotus rufipes*. *Insectes Sociaux*, 31(3):302-315.
- Jiménez, J. & Tinaut, J.A. 1992. Mirmecofauna de la Sierra de Loja (Granada) (Hymenoptera, Formicidae). *Orsis*, 7:97-111.
- Jones, S.R. & Phillips, S.A. 1987. Aggressive and defensive propensities of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) and three indigenous ant species in Texas. *The Texas Journal of Science*, 39(2):107-115.
- Jones, S.R. & Phillips, S.A. 1989. Superiority of *Aphaenogaster occidentalis* in confrontations with *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological News*, 100(4):173-175.
- Keddy, P.A. 1989. *Competition. Population and Community biology*. Chapman and Hall, London, 202 pp.
- Kinomura, K. & Yamauchi, K. 1987. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *Journal of Ethol.* 5:75-81.
- Klotz, J.H. 1984. Diel differences in foraging in two ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 57(1):111-118.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers, New York. 654 pp.
- Krieger, M.J.B. & Keller, L. 1999. Low polymorphisms at 19 microsatellite

- loci in a French population of Argentine ant (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology*, 8:1075-1090.
- Le Moli, F. & Mori, A. 1986. The aggression test as a possible taxonomic tool in the *Formica rufa* group. *Aggressive Behavior*, 12:93-102.
- Le Moli, F., Mori, A. & Parmigiani, S. 1984. Studies on interspecific aggression among red wood ant species. *Formica rufa* L. vs *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Monitore zool. ital.* (N.S.), 18:41-51.
- Le Moli, F. & Parmigiani, S. 1981. Laboratory and field observations of attack by the Red Wood ant *Formica lugubris* Zett. on *Formica cunicularia* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Aggressive Behavior*, 7:341-350.
- Le Moli, F. & Parmigiani, S. 1982. Intraspecific combat in the Red Wood Ant (*Formica lugubris*, Zett.). *Aggressive Behavior*, 8:145-148.
- Levings, S.C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distribution. *Ecological Monographs*, 53(4):435-455.
- Levings, S.C. & Traniello, J.F.A. 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche*, 88: 265-319.
- Liang, D. & Silverman, J. 2000. "You are what you eat": Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*, 87:412-416.
- Lieberburg, I., Kranz, P.M. & Seip, A. 1975. Bermudian ants revisited: the suttus and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology*, 56:473-478.
- Lynch, J.F. 1981. Seasonal, successional, and vertical segregation in a Maryland ant community. *Oikos*, 37:183-198.
- Lynch, J.F., Balinsky, E.C. y Vail, S.G. 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecological Entomology*, 5:353-371.
- Mabelis, A.A. 1984. Interference between Wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 34(1):1-20.
- Macdonald, I.A.W. 1990. Strategies for limiting the invasion of protected areas by introduced organisms. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 32:189-199.
- Macdonald, I.A.W., Graber, D.M., DeBenedetti, S., Groves, R.H. & Fuentes, E.R. 1988. Introduced species in nature reserves in Mediterranean-type climatic regions of the world. *Biological Conservation*, 44:37-66.
- Majer, J.D. 1994. Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*), with special reference to western Australia. Pp. 161-173. In: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Majer, J.D. & Delabie, J.H.C. 1999. Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux*, 46:281-290.

- Markin, G.P. 1968. Nest relationship of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41(4):511-516.
- Markin, G.P. 1970a. The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in Southern California. *Annals of the Entomological Society of America*, 63(5):1238-1242.
- Markin, G.P. 1970b. Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *Journal of Economic Entomology*, 63(3):740-744.
- Martínez, M.D., Ornos, C. & Gamarra, P. 1997. *Linepithema humile* (Mayr, 1868) (Hymenoptera: Formicidae) en las viviendas de Madrid. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 21(3-4):275-276.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24:159-175.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 203 pp.
- McDonnell, M.J. & Pickett, S.T.A. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71(4):1232-1237.
- McGlynn, T.P. 1999. Non-native ants are smaller than related native ants. *The American Naturalist*, 154(6):690-699.
- Mercier, J.L., Lenoir, A. & Dejean, A. 1997. Ritualised versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) during intraspecific competition. *Behavioural Processes*, 41:39-50.
- Monnin, T. & Peeters, C. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, 10(3):323-332.
- Montes, C., Borja, F., Bravo, M.A. & Moreira, J.M., coordinadores. 1998. *Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos. Doñana: Una aproximación Ecosistémica*. Ed.: Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente. 331 pp.
- Morris, J.R. & Steigman, K.L. 1993. Effects of polygyne fire ant invasion on native ants of a Blackland prairie in Texas. *The Southwestern Naturalist*, 38(2):136-140.
- Newell, W. 1908. Notes on the habits of the Argentine or "New Orleans" ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Journal of Economic Entomology*, 1:21-84.
- Newell, W. & Barber, T.C. 1913. The Argentine ant. *Bulletin Bureau of Entomology, U.S. Department of Agriculture*, 122:1-98.
- Newman, E.I. 1993. *Applied Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 328 pp.
- Nonacs, P. & Soriano, J.L. 1998. Patch sampling behaviour and future foraging expectations in Argentine ants, *Linepithema humile*. *Animal Behaviour*, 55:519-527.
- Orr, R. & Seike, S.H. 1998. Parasitoid deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. *Oecologia*, 117:420-425.

- Parmigiani, S. & Le Moli, F. 1987. Relationships between intra- and interspecific aggression: The case of *Formica rufa* group species. *Ethological Perspectives in Social and Presocial Arthropods*, 36:29-32.
- Passera, L. 1994. Characteristics of tramp species. Pp. 23-43. En: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Passera, L. & Aron, S. 1993. Social control over the survival and selection of winged virgin queens in an ant without nuptial flight: *Iridomyrmex humilis*. *Ethology*, 93:225-235.
- Passera, L. Roncim, E., Kaufmann, B. & Keller, L. 1996. Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, 379:630-631.
- Pavan, M. 1950. Potere insecticida della "iridomirmecina" e significato della sostanza nella biologia di *Iridomyrmex humilis* Mayr (Fotmica argentina). *La Ricerca Scientifica*, 12:1852-1855.
- Pavan, M. 1951. Sull'attività insecticida della iridomirmecina. *Estratto dalle Memorie della Società Entomologica Italiana*, 30:107-132.
- Pavan, M. & Ronchetti, G. 1955. Studi sulla morfologia esterna e anatomia interna dell'operaia di *Iridomyrmex humilis* Mayr e ricerche chimiche e biologiche sulla iridomirmecina. Estratto dagli *Atti della Società Italiana di Science Naturali*, 64(3-4):379-477.
- Perfecto, I. 1992. Observations of a *Labidus coecus* (Laetrille) underground raid in the central highlands of Costa Rica. *Psyche*, 99(2-3):214-220.
- Perfecto, I. 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 98:184-192.
- Perfecto, I. & Snelling, R. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications*, 5(4):1084-1097.
- Phillips, S.A., Jones, S.R. & Claborn, D.M. 1986. Temporal foraging patterns of *Solenopsis invicta* and native ants of Central Texas. En: Lofgren, C.S. and Vander Meer, R.K. (ed.). *Fire ants and Leafcutting ants: biology and management*. Westview Press, Boulder, C.O.
- Phillips, S.A., Rogers, W.M., Wester, D.B. & Chandler, L. 1987. Ordination analysis of ant faunae along the range expansion of the red imported fire ant in South-Central Texas. *Texas Journal of Agriculture and Natural Resources*, 1:11-15.
- Pisarski, B. & Czechowski, W. 1978. Influence de la pression urbaine sur la myrmécofaune. *Memorabilia Zoologica*, 29:109-128.
- Pisarski, B. & Kulesza, M. 1982. Characteristics of animal species colonizing urban habitats. *Memorabilia Zoologica*, 37:71-77.
- Pisarski, B. & Vepsäläinen, K. 1989. Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 42(13):321-328.
- Porter, S.D. & Savignano, D.A. 1990. Invasion of polygyne ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, 71(6):2095-2106.

- Powell, S. & Tschinkel, R. 1999. Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. *Animal Behaviour*, 58:965-972.
- Punttila, P., Haila, Y., Niemelä, J. y Pajunen, T. 1994. Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Ann. Zool. Fennici*, 31:131-144.
- Putman, R.J. 1994. *Community Ecology*. Chapman and Hall, London, 178 pp.
- Rasmusen, E. 1989. *Games and information. An introduction to Game Theory*. Blackwell ed., Oxford. 352 pp.
- Reimer N.J. 1994. Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. Pp. 11-22. In: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Retana, J. & Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123(3):436-444.
- Retana, J., Cerdá, X., Bosch, J. & Alsina, A. 1990. Comparación de varios métodos de estudio de ritmos de actividad recolectora en hormigas (Hymenoptera: Formicidae). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 58(Sec. Zool., 8):65-72.
- Retana, J., Cerdá, X. & Espadaler, X. 1991. Arthropods corpses in a temperate grassland: a limited supply?. *Holarctic Ecology*, 14:63-67.
- Retana, J., Cerdá, X. & Espadaler, X. 1992. Coexistence of two sympatric ant species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.*, 17(1):29-40.
- Retrepo, C., Espadaler, X. & De Haro, A. 1985. Contribución al conocimiento faunístico de los formícidos del Macizo de Garraf (Barcelona). *Orsis*, 1:113-129.
- Rodríguez, A. 1980. *Influencia de la vegetación y la exposición en la distribución de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en Sierra Morena Central*. Tesina de Licenciatura. Universidad de Córdoba. 40 pp.
- Rodríguez, J. 1991. *Las mariposas del Parque Nacional de Doñana. Biología y Ecología de Cyaniris semiargus y Plebejus argus*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- Rodríguez, A. & Fernández Haeger, J. 1983. Empleo del análisis de clasificación para la detección de grupos de especies afines en una comunidad de hormigas. *Studia Oecologica*, 4:115-124.
- Ruano, F., Ballesta, M., Hidalgo, J. & Tinaut, A. 1995. Mirmecocenosis del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (Hymenoptera: Formicidae). Aspectos ecológicos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 19(1-2):89-107.
- Ruano, F. & Tinaut, A. 1993. Estructura del nido de *Cataglyphis floricola* Tinaut, 1993. Estudio comparado con los hormigueros de *C. iberica* (Emery, 1906) y *C. rosenhaueri* (Emery, 1906) (Hymenoptera, Formicidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 17: 179-189.

- Sanders, N.J., Barton, K.E. & Gordon, D.M. 2001. Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. *Oecologia*, 127:123-130.
- Savolainen, R. 1990. Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology*, 15:79-85.
- Savolainen, R. 1991. Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behaviour, Ecology and Sociobiology*, 28:1-7.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51:135-155.
- Savolainen, R. & Vepsäläinen, K. 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos*, 56:3-16.
- Schembri, S.P. & Collingwood, C.A. 1981. A revision of the myrmecofauna of the Maltese Islands (Hymenoptera, Formicidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 83: 417-442.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145):27-39.
- Shorrocks, B., Rosewell, J. & Edwards, K. 1984. Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature*, 310:310-312.
- Silva, J.C. 1955. Biologia e ecologia da formiga argentina (*Iridomyrmex humilis* Mayr). Notas para o seu estudo em Portugal. *Boletim da Junta Nacional das frutas*.
- Simberloff, D. 1978. Using island biogeographic distribution to determine if colonization is stochastic. *American Naturalist*, 112:713-726.
- Smith, M.R. 1936. Distribution of the Argentine ant in the United States and suggestions for its control or eradication. *Circular of the United States department of Agriculture*, 387:1-39.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods*. Ed. Chapman and Hall, London, 524 pp.
- Southwood, T.R.E., Moran, V.C. & Kennedy, C.E.J. 1982. The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of animal ecology*, 51:635-649.
- Stein, M.B. & Thorvilson, H.G. 1989. Ant species sympatric with the red imported fire ant in Southeastern Texas. *Southwestern Entomologist*, 14(3):225-231.
- Stuart, R.J. 1991. Nestmate recognition in leptothoracine ants. Testing for effects in queen number, colony size and species of intruders. *Animal Behaviour*, 42:277-284.
- Suarez, A.V., Bolger, D.T. & Case, T.J. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal Southern California. *Ecology*, 79(6):2041-2056.
- Suarez, A.V., Richmond, J.Q. & Case, T.J. 2000. Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in Southern California. *Ecological Applications*, 10(3):711-725.

- Suarez, A.V., Tsutsui, N.D., Holway, D.A. & Case, T.J. 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biol. Invasions*, 1:1-11.
- Sudd, J.H. & Franks, N.R. 1987. *The behavioural Ecology of ants*. Chapman & Hall, New York.
- Tejedo, M., Lazo, A., Reques, R. & Sánchez, J.M. 1999. Bases ecológicas para la elaboración del Plan de Conservación e Investigación del Parque Natural de Doñana. Consejería de Medio Ambiente, 236 pp.
- Tennant, L.E. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. Pp. 80-90. In: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Tinaut, A. 1981. *Estudio de los Formicidos de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- Tinaut, A. 1982. Evolución anual de la mirmecocenosis de un encinar. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 11(22):49-56.
- Tinaut, A. 1985. Descripción de los sexados de *Messor lusitanicus* Santschi, 1929 (Hymenoptera, Formicidae). *Nouvelle Revue D'Entomologie*, 2:85-90.
- Tinaut, A. 1991. Contribución al conocimiento de los formicidos del Parque Nacional de Doñana (Hym., Formicidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 15:57-63.
- Tinaut, A. 1993. *Cataglyphis floricola* nov. sp. new species for the genus *Cataglyphis* Förster, 1850 (Hymenoptera, Formicidae) in the Iberian Peninsula. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 66:123-134.
- Tinaut, A., Ruano, F., Hidalgo, J. & Ballesta, M. 1994. Mirmecocenosis del sistema de dunas del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (Hymenoptera, Formicidae). Aspectos taxonómicos, funcionales y biogeográficos. *Graellsia*, 50:71-84.
- Torres, J.A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica*, 16(4):284-295.
- Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Ann Rev. Entomol.*, 34:191-210.
- Traniello, J.F.A. & Levings, S.C. 1986. Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, 69:413-419.
- Tremper, B.S. 1976. *Distribution of the Argentine ant, Iridomyrmex humilis* Mayr, in relation to certain native ants of California, physiological, and behavioral aspects. University of California, Berkeley, PhD Thesis.
- Tsuji, K. 1988. Inter-colonial incompatibility and aggressive interactions in *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ethol.*, 6:77-81.
- Vander Meer, R.K., Jaffe, K. & Cedeno, A., [eds.]. 1990. *Applied Myrmecology. A world perspective*. Westview Press, Boulder, CO.
- Van Schagen, J.J., Davis, P.R. & Widmer, M.A. 1994. Ant pests of western Australia, with particular reference to the Argentine ant (*Linepithema humile*).

- Pp. 174-180. In: Williams, D.F. [ed.]. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Oxford, 332 pp.
- Van Vorhis, S.E. & Baker, T.C. 1986. Observations on the trail deposition and recruitment behaviors of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 79(2):283-288.
- Vela, A.L. 1984. *Estudio preliminar de la hidrogeología e hidrogeoquímica del sistema de dunas móviles y flecha litoral del Parque Nacional de Doñana*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. 221 pp.
- Vepsäläinen, K. & Pisarski, B. 1982. Assembly of island ant communities. *Ann. Zool. Fennici*, 19:327-335.
- Vepsäläinen, K. & Savolainen, R. 1990. The effect of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, 59:643-654.
- Vienne, C. Errard, C. & Lenoir, A. 1992. Spatial organization and nestmate recognition in artificial mixed colonies of *Manica rubida* and *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 20(2):1-16.
- Ward, P.S. 1987. Distribution of the introduced Argentine Ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia*, 55(2):1-17.
- Way, M.J., Cammell, M.E., Paiva, M.R. & Collingwood, C.A. 1997. Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, 44(4):415-433.
- Williams, D.F. 1994. [ed.] *Exotic ants. Biology, Impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press. Cambridge, 548 pp.
- Wilson, E.O. 1975. Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. *Science*, 190:298-300.
- Woodworth, C.W. 1908. The Argentine ant in California. *Bulletin Agricultural experiment Station, College of Agriculture, Berkeley, University of California*, 38:1-11.
- Woodworth, C.W. 1910. The control of the Argentine ant. *Bulletin Agricultural experiment Station, College of Agriculture, Berkeley, University of California*, 207:51-82.
- Yamaguchi, T. 1992. Interspecific interference for nest sites between *Leptothorax congruus* and *Monomorium intrudens*. *Insectes Sociaux*, 39:117-127.
- Young, A.M. 1983. Patterns of distribution and abundance of ants (Hymenoptera: Formicidae) in three Costa Rican cocoa farm localities. *Sociobiology*, 8(1):51-76.

AGRADECIMIENTOS



Proverbios numéricos

Hay cuatro pequeños seres en la tierra, que son más sabios que los sabios:
las hormigas, seres débiles, que en verano preparan su provisión;
los tejones, seres sin vigor, que hacen sus guaridas en las rocas;
Los saltamontes, que no tienen rey, y marchan todos en bandadas;
las lagartijas, que se atrapan con la mano, y moran en los palacios reales.
Proverbios, capítulo 30, versículos 24-28

AGRADECIMIENTOS

Hace poco, leí que Félix Rodríguez de la Fuente había adoptado como lema, una frase que Miguel Delibes de Castro le comentó, y que decía: “He ordeñado muchas vacas, pero el queso que he hecho es mío”. Yo también quiero apropiarme de esta frase, que refleja a la perfección lo que siento por este trabajo... pero me voy a permitir darle la vuelta, ya que si bien la tesis es mía, he necesitado de la ayuda de muchas personas para llevarla a buen fin.

Luis Arias de Reyna me introdujo en el estudio del comportamiento animal. Con Joaquín Reyes comencé mis andaduras con las hormigas. Sin ellos, este trabajo no habría sido posible.

Tampoco lo podría haber realizado sin el apoyo constante de mi familia, especialmente mis padres y Antonio. Ellos han confiado en mí y me han ayudado siempre, a pesar del “extravagante” camino que me he marcado.

Alberto Tinaut, Xim Cerdá, Javier Retana y David Williams, han contribuido de forma fundamental en la elaboración de diferentes aspectos de la tesis. A Xim también tengo que agradecerle una parte importante del material fotográfico.

Empecé a ir a Doñana con distintos compañeros del departamento de Ecología de Córdoba, José Rodríguez “Mariano”, Diego Jordano, Juan Fernández. Gracias por haberme dejado ir con vosotros y por ayudarme tantas veces a colocar o recoger las trampas.

Mariló Bosch y Jaime Aperribay me acompañaron en numerosas ocasiones al campo, haciendo mi trabajo mucho más divertido. Cati Ramírez me ayudó en la tarea tediosa de limpiar las trampas. Antonio C. Escudero es el autor de la imagen de portada. Por todo ello les estoy muy agradecida.

Tengo que recordar también a mis compañeros de departamento, todos los cuales han sufrido estoicamente el volumen y olor de mis trampas en el laboratorio, además de alguna que otra charla de hormigas. Gracias a: Ricardo Reques, Paco Obregón, Paco Sánchez, Rosario Medina, Richard Bon, Miguel Tejedo, Juan Aragonés, Juan Marín “Coco”, Jesús Muñoz, Inma Estévez, Paqui

Castro, Josemi Recarte, Pilar Recuerda, Pura Tovar, Francis Sánchez, Vicente Castelló, Alberto Redondo. Antonio e Ignacio también sufrieron “mis botes” y me ayudaron siempre que se lo pedí. A Ricardo Reques le agradezco también su ayuda en la obtención de parte de la bibliografía.

Durante mi estancia en Doñana recibí la ayuda de numerosas personas, Miguel Delibes, Franca, Ana Andeu, Charina, Rafa Laffitte, Chans, Juan C. Calderón, Carlos Solís, Rafa Cadenas, Luis García... además de darme siempre su amistad, me ayudaron a moverme entre los entresijos administrativos. El personal de Palacio mostró una gran amabilidad y paciencia, Carmelita, Rafael, Rosa, Manolita, M^a Carmen y Loli. Los guardas y familia de las casas de: Control, Santa Olalla, Martinazo y El Puntal, soportaron mis trampas en varias ocasiones, y siempre se mostraron dispuestos a ayudarme en mis investigaciones de sus problemas con las hormigas. En Palacio, coincidí con otros compañeros, que me ayudaron muchas veces con mi trabajo y con los que compartí numerosas charlas, Claudia Keller, Elisa y Pablo Ferreras, Alejandro Travaini, Rafa Villafuertes, Tomás Redondo, Vilches, Juan Aldama, Fernando...

Otras muchas personas han colaborado de una u otra manera en la realización de la tesis, desde alojándome en sus casas, hasta ayudándome en el campo. Así, tengo que recordar a Dulors Company, Paqui Ruano, Sebas Cros, Sylvia Williams, Jan Conn y Rafa Cadenas. A Mabe Priego y a Aidan tengo que agradecerles su ayuda con el inglés, y a Ricardo Reques (de nuevo) y a Miguel Varona, por las citas que me han proporcionado.

Por último, quiero agradecer a Sole, Antonio, Jose, Alfonso y Carmen, tantos paseos que nos hemos dado por el campo, en los que demostraban un interés por la naturaleza, como sólo los niños pueden hacer, con lo que siempre me ayudaban a recordar porqué quise hacerme bióloga.

Para la realización de este trabajo conté con una beca de F.P.I. de la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía.

**A todos los ciervos, gamos, jabalíes, tortugas, meloncillos,
zorros, mariposas, aves, lince... de Doñana, que tan
buenos momentos me hicieron pasar.**

ANEXOS



“Cuando escribía anoche en mi cuarto vi una hormiga sobre la mesa. Pasó cerca del tintero y la vi titubear ante la blancura de una hoja de papel ante la que había escrito la palabra “Amor”, la pluma vaciló, la hormiga dio media vuelta, y súbitamente la vela se apagó.”

Lawrence Durrell. *Clea*

ANEXO 1. Estudio faunístico de los formícidos (Hymenoptera, Formicidae) del Parque Nacional de Doñana.

S. Carpintero, A. Tinaut, J. Reyes & L. Arias de Reyna. 2001. *Boletín de la Sociedad Española de Entomología*, 25(1-2), en prensa.

RESUMEN

Se citan 41 especies de formícidos, 12 por primera vez, en el Parque Nacional de Doñana, lo que supone una gran riqueza para una comunidad litoral. Las especies presentan diversidad de factores eco-etológicos, especialmente con adaptaciones a medios sabulícolas, con *Messor maroccanus* y *Cataglyphis floricola* como especialistas de medios dunares atlánticos. Se cita a *Leptothorax naeviventris* por primera vez para la Península Ibérica. La fauna de Doñana aglutina elementos de diferentes orígenes aunque tiene un componente mayoritario etiópico. Los endemismos tanto ibéricos en general, como locales son abundantes.

Palabras clave: Formicidae, Parque Nacional de Doñana, medios sabulícolas, zoogeografía.

Ants of Doñana National Park (Southern Spain)

SUMMARY

A checklist of the ants found in Doñana National Park (South Spain) is presented. The myrmecofauna includes 41 species, 12 are recorded for the first time for the area, and *Leptothorax naeviventris* for the Iberian Peninsula. The high number of species for a coastal community, is explained by their adaptations to this kind of habitat. The origin of the fauna is mainly ethiopic, and the endemic species are abundant.

Key words: Formicidae, Fauna, Doñana National Park, Southern Spain, coastal community, zoogeography.

INTRODUCCION

El estudio de cualquier comunidad debe partir de un conocimiento exacto de la composición de sus especies. Esto es especialmente importante en zonas como el Parque Nacional de Doñana, no sólo por lo peculiar de su ambiente, sino además porque los espacios protegidos se están convirtiendo en los únicos lugares de refugio para la fauna y la flora.

En España, hasta hace pocos años ha habido una mayor tradición por el estudio de vertebrados que de invertebrados. Este hecho se refleja en el Parque Nacional de Doñana, en el que prácticamente la mayoría de los trabajos realizados se han centrado en algún grupo de vertebrados y muy escasos son los que tienen como objetivo, por ejemplo, el estudio de los artrópodos (ver revisión en TEJEDO *et al.*, 1999).

Esta carencia de datos junto con las especiales características ecológicas de Doñana, proveen a esta zona de un gran interés para el estudio de los taxones más olvidados. En el caso de los formícidos, además este interés se ve acentuado por el carácter litoral y sobre todo por el suelo arenoso que aparece en la mayor parte del Parque Nacional, ya que representa un ambiente bastante escaso en la Península Ibérica. Por otra parte, este tipo de suelo, por lo poco estable para la nidificación, es muy restrictivo para los insectos y en particular para las hormigas de la fauna paleártica (RUANO *et al.*, 1995). Otras especies sin embargo, pueden verse beneficiadas. De hecho, se ha descrito como endémica del Parque y alrededores, a una especie de formícido estrechamente emparentada con especies del Sahara (TINAUT, 1993).

Sobre la mirmecofauna de esta zona se poseen algunas referencias aisladas (ESPADALER, 1981 y 1985; TINAUT, 1993; TINAUT, 1985), dos estudios más amplios (DE HARO & COLLINGWOOD, 1977; TINAUT, 1991) y la descripción de una nueva especie (TINAUT, 1993). Con todo ello, el número de especies conocidas con anterioridad a este trabajo se elevaba a 37, número que ya se estimaba relativamente alto, dado lo selectivo del substrato arenoso.

En lo que respecta a la mirmecofauna del litoral ibérico, existen numerosas citas de especies desde el cabo de Creus (Girona) hasta la costa cantábrica, pero de forma muy dispersa. Sin embargo, son escasos los trabajos de tipo ecológico o faunístico realizados con alguna profundidad, aunque están por ejemplo, los realizados por CERDÁ & RETANA (1988) en la costa barcelonesa, por RUANO *et al.* (1995) y TINAUT *et al.* (1994) en la costa almeriense y por ORTIZ & TINAUT (1988) en el litoral granadino.

Por tanto, los objetivos del presente estudio se centran en revisar la composición de especies y determinar cuales de sus características están relacionadas con la colonización de este espacio de aparente dificultad y de aparición reciente, en el Cuaternario próximo (VELA, 1984). El análisis de las pautas de distribución en el Parque serán objeto de una futura publicación.

MATERIAL Y MÉTODOS

LOCALIZACIÓN, CLIMA Y GEOMORFOLOGÍA

El Parque Nacional de Doñana está localizado en el suroeste de la Península Ibérica, en la provincia de Huelva, al norte de la desembocadura del río Guadalquivir (37° 11' a 36° 47' latitud norte y 6° 10' a 6° 37' de longitud oeste) y ocupa una extensión aproximada de 56.544 Ha. El clima es de tipo mediterráneo subhúmedo bajo influencia atlántica, está enclavado según la clasificación de GAUSSEN (1968) en la región termomediterránea. En definitiva, está dentro de la región de clima mediterráneo caracterizada por la alternancia de un periodo estival seco y cálido con un periodo invernal moderadamente frío, donde se concentran las precipitaciones (ASCHMANN, 1973).

Doñana se enclava en dos dominios geomorfológicos: el litoral, con arenas silíceas y morfodinámica eólica, y el continental, ámbito también arenoso aunque de tipo aluvial, sobre substratos del cierre de la cuenca marina de la Depresión Inferior del Guadalquivir (MONTES *et al.*, 1998).

En el ámbito del dominio litoral, la vegetación está compuesta fundamentalmente por matorral con algunos ejemplares grandes y dispersos de alcornoques (*Quercus suber*) y bosquetes de pinos introducidos (*Pinus pinea*). Por su topografía ondulada, como consecuencia de su origen dunar, y por la existencia de una capa freática próxima a la superficie, presenta zonas altas de carácter xerófito frente a depresiones más húmedas de carácter higrófito (RODRÍGUEZ, 1991).

En las zonas más elevadas o "Monte Blanco" se encuentra un matorral xerófilo sobre dunas fitoestables con el jaguarzo (*Halimium halimifolium*) como especie con mayor cobertura. También destacan *Cistus libanotis*, *Lavandula stoechas* o *Thymus mastichina* entre otras. Asimismo, en este ambiente se localizan los sabinares, con sabinas (*Juniperus phoenicea* spp. *turbinata*) como especie arbórea dominante, acompañadas por matorral similar al de Monte Blanco. Por último, aparecen densos pinares de repoblación, monoespecífico en el estrato arbóreo (*Pinus pinea*) y con elevada cobertura, constituyendo una masa compacta de baja productividad, con escaso sotobosque de *R. officinalis*, *H. halimifolium* y *L. stoechas*, entre otros.

En las zonas más bajas ("Monte Negro"), con mayor humedad edáfica, se agrupan comunidades de matorral tipo brezal donde las especies dominantes son: *Erica ciliaris*, *E. scoparia*, *Stauracanthus genistoides*, *Calluna vulgaris*, *Myrtus communis*, *Ulex minor*, *Rubus ulmifolius*, *Ruscus aculeatus* y *Pteridium aquilinum* con algunos pies de *Q. suber*.

En el borde de las marismas, se encuentra "La Vera", cubierta por un pastizal eutrófico con manchas dispersas de juncal, Monte Negro y Monte Noble (*Juncus* spp., *Ulex* spp., *Rubus ulmifolius*, *Pteridium aquilinum*...).

En la línea de la costa, entre los trenes de dunas móviles, aparecen los "Corrales", antiguas repoblaciones de pinos (*Pinus pinea*), hoy día naturalizados. El sotobosque depende de la profundidad de la capa freática y se asocia a la vegetación de las arenas

móviles o a la de depresiones húmedas, así se encuentran por ejemplo *Halimium halimifolium*, *Stauracanthus genistoides*, *Erica scoparia*, *Calluna vulgaris* o *Ulex minor*.

En el ámbito del dominio continental se localizan manchas del llamado "Monte Noble", formado por matorral compuesto fundamentalmente por ejemplares de *Pistacia lentiscus* de volumen considerable, que alterna con algunos ejemplares de: alcornoques (*Q. suber*), fresnos (*Fraxinus sp.*), acebuches (*Olea europaea var. sylvestris*), tarajes (*Tamarix spp.*), álamos y sauces (*Populus alba* y *Salix atrocinerea*), y matorral de *H. halimifolium*, *H. commutatum*, *Armeria velutina*, *Asparagus aphyllus*, *T. mastichina* y *C. libanotis*, entre otros (RODRÍGUEZ, 1991).

MUESTREO

Para la elaboración de inventarios completos de hormigas generalmente se aconseja combinar distintas técnicas de muestreo (ESPADALER & LÓPEZ-SORIA, 1991) por ello hemos llevado a cabo muestreos cualitativos, inspeccionando lugares susceptibles de estar habitados por hormigas, y cuantitativos con trampas de caída.

Las trampas de caída son un método muy extendido porque permiten dar una buena indicación de la importancia de las diferentes especies en el suelo, además de evitarse problemas relacionados con los ritmos diarios de actividad (CERDÁ & RETANA, 1988).

Así pues, con trampas de caída se hizo un muestreo de los 8 principales ecotopos del Parque Nacional (Monte Blanco, Monte Negro, Pinar xerófilo, Corral, Sabinar, Monte Noble, Vera y ecotono entre Vera y matorral) y los alrededores de 10 zonas humanizadas del interior del Parque (casas de guardas y centros de recepción de visitantes). En cada ecotopo se colocaron 5 transectos de 10 trampas de caída en línea, separadas 5 metros unas de otras, que permanecían en el campo durante 48 horas. Es decir, se contó con 50 trampas por ecotopo. En las casas y centros de visitantes se colocaron en cada uno, 40 trampas en 4 transectos de 10 trampas, con idéntica separación entre trampas y tiempo de permanencia en el campo que en el caso anterior. Los transectos partían de las inmediaciones de las casas, de forma centrífuga, en las 4 direcciones del espacio. Por tanto, en el conjunto de zonas naturales y zonas humanizadas se contó con 800 trampas de caída.

Las trampas consistieron en recipientes plásticos de 100 ml de capacidad, enterradas en el suelo y que contenían 25 ml de glicerina diluida y se colocaron durante el verano (Julio de 1990), época que coincide con la máxima actividad de la mayor parte de las especies en estas latitudes (TINAUT, 1982; ACOSTA *et al.*, 1983a; CERDÁ & RETANA, 1988; JIMÉNEZ & TINAUT, 1992).

Por este sistema se detectaron las especies cuya actividad se desarrolla en el suelo, pero la aparición de hormigas arborícolas en trampas era ocasional, por lo que se pasó a determinar la fauna de árboles, inspeccionándose un total de 30 pinos y 180 alcornoques del interior del Parque.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se relacionan las especies encontradas en Doñana, junto con los datos procedentes de otros trabajos previos.

Además de los trabajos señalados en la Tabla 1, ESPADALER (1981 y 1985) menciona la presencia de *Goniomma kugleri* y *Oxyopomyrmex saulcyi* en Doñana; se cuenta con la descripción de los sexados de *Messor lusitanicus* y de *Cataglyphis floricola* por TINAUT (1985 y 1993); y de la referencia de que *Myrmica aloba* fue mal identificada como *M. gallieni* en Doñana por DE HARO & COLLINGWOOD (1977) (DE HARO & COLLINGWOOD, 1991).

De las 41 especies localizadas en este estudio, 12 son citadas por primera vez, con ello elevamos el total de especies mencionadas en Doñana a 49. Sin embargo, de las 8 especies no halladas en el presente trabajo se duda de la presencia de *Cataglyphis albicans*, que posiblemente fue confundida con la forma negra de *C. floricola* (descrita con posterioridad a esta cita), así como de *Dolichoderus quadripunctatus* (posiblemente confundida con *Colobopsis truncatus*), ya que se cree difícil que haya podido pasar desapercibida en nuestros muestreos o en los efectuados por TINAUT (1991).

Se reseñan a continuación las 41 especies localizadas, con comentarios de algunos aspectos relevantes de su biología, su abundancia y distribución general en el Parque.

SUBFAMILIA PONERINAE

Hypoponera punctatissima (Roger 1859):

Citada en Europa, Asia, Australia y Madagascar (BERNARD, 1968), es confundida en muchas ocasiones con otras especies del mismo género, por lo que sus citas deben servir como una aproximación. En la Península Ibérica se conoce de muy pocas localidades concretamente de Gibraltar (SAUNDERS, 1888 y 1890), Sevilla (MEDINA, 1891), Cataluña (FOREL, 1895) y del centro peninsular (CEBALLOS, 1956). En el presente trabajo sólo se encontró en zonas higrófitas. Primera cita para Doñana.

SUBFAMILIA MYRMICINAE

Myrmica aloba Forel, 1909:

Endemismo ibérico (COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; TINAUT & ESPADALER, 1987), especie iberomauritánica (DE HARO & COLLINGWOOD, 1991) o mediterráneo-occidental (ORTIZ & TINAUT, 1988). De carácter higrófilo (BERNARD, 1958; COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; ORTIZ y TINAUT, 1988) y montano (ACOSTA *et al.*, 1983a). En Doñana se ha localizado en medios higrófitos, matorral al borde de marismas y Monte Negro, donde llega a ser abundante.

Aphaenogaster gibbosa (Latreille, 1798):

Es una especie de distribución mediterránea, apareciendo, con numerosas subespecies y variedades en los países norteafricanos (BERNARD, 1968). Muy común en la Península Ibérica, ha sido citada en numerosas localidades estando seguramente distribuida por toda ella (TINAUT, 1981). Generalmente aparece como boscófila e higrófila, típica del encinar peninsular (ACOSTA *et al.*, 1983a, RETREPO *et al.*, 1985). En Doñana no es muy abundante. Se ha encontrado sobre todo en Monte Negro. Primera cita para Doñana.

Aphaenogaster senilis Mayr, 1853:

Endémica de la Península Ibérica (COLLINGWOOD & YARROW, 1969), sur de Francia (BERNARD, 1968), Marruecos (SANTSCHI, 1933) y algunas islas mediterráneas y atlánticas (ver CERDÁ *et al.*, 1988). Presente en todos los biotopos muestreados y muy abundante en muchos de ellos. Sus características favorecen este hecho, ya que se trata de una especie omnívora, que aparece tanto en lugares poco alterados como en los humanizados, y tanto en zonas despejadas como en otras de vegetación más densa (BERNARD, 1968; CERDÁ & RETANA, 1988).

Messor barbarus (Linneo, 1767):

Elemento mediterráneo occidental ampliamente distribuido por toda la Península Ibérica (BERNARD, 1968). Las especies de este género, junto con las de *Goniomma* y *Oxyopomyrmex*, constituyen las hormigas granívoras del viejo mundo. *M. barbarus* aparece con preferencia en pastizales herbáceos y cultivos (BERNARD, 1958; RODRÍGUEZ & FERNÁNDEZ HAEGER, 1983). Hormigueros en general muy populosos, con nidos grandes y profundos (BERNARD, 1968). Rara en el área de estudio, ya que únicamente se han localizado dos hormigueros.

Messor bouvieri Bondroit, 1918:

Distribución ibero-mauritanica (BERNARD, 1968). Muy frecuente en la Península Ibérica, sobre todo en zonas cálidas y despejadas (CERDÁ & RETANA, 1988; COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; SCHEMBRI & COLLINGWOOD, 1981; TINAUT, 1981), pero escasa en el área de estudio.

Messor hispanicus Santschi, 1919:

Endemismo ibérico bien distribuido por la Península Ibérica, aunque con una localización muy puntual (TINAUT, 1989). Primera cita para Doñana.

Messor maroccanus Santschi, 1927:

Especie ligada a ambientes arenosos de influencia atlántica (TINAUT, 1991), aparece distribuida por el norte de Marruecos y suroeste de la Península Ibérica, llegando por el este hasta las playas de Manilva (Málaga) (TINAUT, 1989). Citada en España por primera vez por DE HARO & COLLINGWOOD (1977). Es la especie de *Messor* más abundante en la zona de estudio y, en general, una de las especies más característica de Doñana.

Messor lusitanicus Tinaut, 1985:

Endemismo ibérico, su distribución parece corresponder a la zona de influencia atlántica es decir a la mitad oeste de la Península, ya que se conoce de diferentes localidades de Portugal, de Huelva, Cádiz, Pontevedra y Zamora (TINAUT, 1985). Especie localmente abundante, sobre todo en pastizal al borde de marismas.

Goniomma hispanicum (André, 1883):

Prácticamente limitada a la Península Ibérica, puede llegar a la región mediterránea francesa. En la Península se ha citado de diferentes localidades, tanto del norte como del sur por lo que debe considerarse como una especie común (JIMÉNEZ & TINAUT, 1992; TINAUT, 1981). Suele encontrarse en los claros de los bosques de *Quercus*, así como en zonas de matorral (ACOSTA *et al.*, 1983a). De rara aparición en Doñana, aunque su pequeño tamaño y su comportamiento esquivo dificultan su hallazgo.

Goniomma kugleri Espadaler, 1986:

Endémica de la Península Ibérica. Se ha citado de pocas y muy dispersas localidades (Córdoba, Huelva, Granada y Pontevedra), por lo que es posible que su distribución real sea mayor que la conocida. A pesar de los pocos datos existentes, parece preferir zonas con matorral algo denso (ESPADALER, 1985). Al igual que la anterior especie, aparece rara vez en la zona de estudio.

Oxyopomyrmex saulcyi Emery, 1889:

Se conoce de Marruecos, Península Ibérica y sur de Francia (BERNARD, 1968; ESPADALER, 1981). Las localidades españolas en las que se ha citado esta especie son muy escasas: Ciudad Real, Cádiz, Huelva y Granada (ESPADALER, 1981; TINAUT, 1981). Como otras especies del género, tiene preferencia por ambientes abiertos (ACOSTA *et al.*, 1983a). Relativamente bien distribuida por el Parque, aunque nunca abundante.

Pheidole pallidula (Nylander, 1849):

Elemento bien distribuido por la región mediterránea (BERNARD, 1968). Se trata de una especie de gran plasticidad ecológica (ACOSTA *et al.*, 1983a; BERNARD, 1968; CERDÁ & RETANA, 1988; TINAUT, 1982), lo que la convierte en general en muy abundante. Aparece, sin embargo, rara vez en Doñana, ya que ha sido detectada únicamente en los alrededores del centro de visitantes "El Acebuche".

Crematogaster scutellaris (Olivier, 1792):

Elemento mediterráneo (BERNARD, 1968). Especie afidícola y arborícola (CASEVITZ-WEULERSSE, 1991), muy común en toda la cuenca mediterránea (BERNARD, 1968). En Doñana aparece bien representada en las zonas arboladas (alcornocales y pinares).

Crematogaster auberti Emery, 1869:

Especie iberomauritánica (DE HARO & COLLINGWOOD, 1991) de la región mediterránea occidental (BERNARD, 1968). Es omnívora, aunque busca con frecuencia la melaza de los homópteros (DE HARO & COLLINGWOOD, 1977). Presenta un amplio espectro ambiental, pero se muestra como no boscófila (ACOSTA *et al.*, 1983a). Bien distribuida en Doñana y relativamente abundante, sólo no apareció en los medios más húmedos a pesar de ser considerada por BERNARD (1968) como hidrófila.

Solenopsis robusta Bernard, 1950:

Descrita de Var (Francia), se conoce de muy pocas localidades de ese país, así como de la Península Ibérica (se ha citado para Valencia, Teruel, Cádiz, Huelva y Granada, JIMÉNEZ & TINAUT 1992). En Doñana su hallazgo es ocasional.

Leptothorax rabaudi Bondroit, 1918:

Especie boscófila (ACOSTA *et al.*, 1983a), muy repartida por toda la región holártica (BERNARD, 1968). Bien distribuida por el Parque Nacional, y localmente abundante, sobre todo en los medios xerófitos. No apareció en los medios higrófitos (Monte Negro y Vera), a pesar de que en otras localidades muestra preferencia por zonas de umbría con matorral con alta cobertura (RODRÍGUEZ & FERNÁNDEZ HAEGER, 1983). Primera cita para Doñana.

Leptothorax racovitzai Bondroit, 1918:

Elemento mediterráneo occidental (TINAUT, 1981; ORTIZ & TINAUT, 1988). Especie umbrófila (ACOSTA *et al.*, 1983a; TINAUT, 1982) y boscófila, de distribución un tanto irregular (TINAUT, 1981). Climácica del encinar peninsular (ACOSTA *et al.*, 1983a). En Doñana aparece relativamente bien distribuida, mostrando preferencia por zonas de matorral higrófilo.

Leptothorax tyndalei Forel, 1909:

Citada antes por TINAUT (1991) en Doñana, quien señala que únicamente se conocía en Argelia, y en bosques entre 1000 y 2000 metros, por lo que su localización en esta área supuso una ampliación notable en la ecología de esta especie. En el presente trabajo su aparición ha sido ocasional.

Leptothorax naeviventris Santschi, 1910

Primera cita para la Península Ibérica, se conocía hasta el momento sólo de Túnez. Pertenecía al grupo *laureae* Emery, 1884, del cual en la Península Ibérica sólo se conocen dos especies, *L. crepuscularis* TINAUT, 1994 de la provincia de Granada y *L. universitatis* ESPADALER, 1994 de los alrededores de Alicante. La identificación se realizó comparando el material de Doñana con el tipo y otros ejemplares identificados por SANTSCHI, depositados en el Museo de Historia Natural de Ginebra. Típica de ambientes desérticos, sobre todo sabulícolas. En Doñana únicamente se encontró un ejemplar en Monte Blanco.

Tetramorium hispanicum Bondroit, 1918:

Endemismo ibérico y del sur de Francia (DE HARO & COLLINGWOOD, 1977; JIMÉNEZ & TINAUT, 1992). Las especies de *Tetramorium* son omnívoras aunque buscan con frecuencia semillas (BERNARD, 1968; RODRÍGUEZ & FERNÁNDEZ HAEGER, 1983). En Doñana, aparecen tres de las cuatro especies del género citadas para la Península Ibérica (LÓPEZ, 1991). *T. hispanicum* en general prefiere espacios abiertos y aparece tanto en pastizales herbáceos como en claros de bosques o en ambientes arenosos próximos al mar (RODRÍGUEZ & FERNÁNDEZ HAEGER, 1983; TINAUT, 1981). En Doñana se ha encontrado bien distribuida y abundante en algunas localidades, sobre todo en bordes de marisma.

Tetramorium caespitum (Linneo, 1758):

Elemento paleártico (TINAUT, 1981), abundante en toda eurasia y más común en los países fríos o en montaña (BARONI URBANI, 1969; MARTÍNEZ, 1987). Típicamente oportunista, utiliza al hombre en sus desplazamientos y arraigo iniciales (COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; SCHEMBRI & COLLINGWOOD, 1981). Aparece bien distribuida por el Parque, aunque nunca se muestra abundante.

Tetramorium semilaeve André, 1883:

Elemento mediterráneo asiático (ORTIZ & TINAUT, 1988). Se localiza sobre todo en prados, aunque no le afecta la presencia de estrato arbóreo (COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; TINAUT, 1982), apareciendo como especie típica del encinar peninsular (ACOSTA *et al.*, 1983b; CERDÁ & RETANA, 1988). En Doñana sólo se localizó en una localidad en el límite nordeste del Parque.

Cardiocondyla batesii Forel, 1894:

Es un elemento mediterráneo occidental (ORTIZ & TINAUT, 1988). Especie difícil de localizar especialmente por su pequeño tamaño (TINAUT, 1981). ACOSTA *et al.* (1983b) la consideran especialista de sustratos relativamente inestables, en concreto de dunas. Las especies del género *Cardiocondyla* en general aparecen en zonas muy pobres en vegetación y con el suelo casi desnudo (TINAUT, 1981). Se ha localizado en dos pinares cercanos a los centros de visitantes “La Rocina” y “El Acebuche”, siempre en baja frecuencia. Primera cita para Doñana.

SUBFAMILIA DOLICHODERINAE

Linepithema humile (antes *Iridomyrmex humilis* Mayr, 1868):

Originaria del Brasil, pero actualmente cosmopolita (BERNARD, 1968; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984), aprovecha al hombre para su dispersión. BERNARD (1968) señala 1915 como fecha probable de su introducción en el continente europeo. A partir de entonces se distribuyó rápidamente, sobre todo por zonas costeras y cálidas. Como especie oportunista encuentra en los núcleos urbanos o en general zonas humanizadas, espacios óptimos para su establecimiento, llegando a constituir plaga para algunos cultivos por su eficacia en el cuidado y protección de los áfidos (BERNARD, 1968; ORTIZ & TINAUT, 1988; TINAUT, 1991). En Doñana aparece en las proximidades de lugares humanizados: centros de visitantes, casas de guardas, etcétera. En los lugares que invade generalmente forma grandes sociedades unicoloniales y desplaza al resto de especies de formícidos.

Tapinoma nigerrima (Nylander, 1856):

Elemento paleártico, muy común en toda la región mediterránea (BERNARD, 1968). Pionera en muchos ecosistemas, con gran plasticidad ecológica, aunque prefiere enclaves con estrato arbóreo escaso o nulo (ACOSTA *et al.*, 1983a; CERDÁ & RETANA, 1988; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; TINAUT *et al.*, 1994). Presenta una gran resistencia a la inundación lo que le permite colonizar medios litorales (CERDÁ & RETANA, 1988). En Doñana se encontró muy abundante en la mayoría de los medios muestreados, con excepción de los ambientes higrófitos en los que predomina *T. erraticum*.

Tapinoma erraticum (Latreille, 1798):

Elemento típicamente mediterráneo, se encuentra por todo el centro y sur de Europa (COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; DE HARO & COLLINGWOOD, 1977). Se ha descrito como oportunista y típica de zonas alteradas (RETREPO *et al.*, 1985). Soporta bien el frío y es común en montañas de 1100 a 3000 metros (BERNARD, 1958). En el Parque está bien distribuida, y aunque no alcanza la importancia de *T. nigerrima* es abundante en ambientes húmedos.

SUBFAMILIA FORMICINAE

Plagiolepis pygmaea (Latreille, 1798):

Elemento mediterráneo en sentido amplio, es una de las hormigas más abundante en la región mediterránea (BERNARD, 1968). Característica de encinar umbrófilo, se ve muy afectada por la sequedad (ACOSTA *et al.*, 1983a; CERDÁ & RETANA, 1988; COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; SCHEMBRI & COLLINGWOOD, 1981; TINAUT, 1982). Muy rara en el área de estudio, se encontró solo en una ocasión en las cercanías de una vivienda próxima al Monte Negro. Primera cita para Doñana.

Plagiolepis schmitzii Forel, 1895:

Al igual que la anterior, es un elemento mediterráneo en sentido amplio, aunque es más termófila y menos boscófila que *P. pygmaea*, a la que parece desplazar en Andalucía (DE HARO & COLLINGWOOD, 1977) especialmente en zonas despejadas o de baja altitud (ACOSTA *et al.*, 1983b; RUANO *et al.*, 1995; TINAUT, 1981). Aparece bien distribuida por el Parque y abundante en ciertas localidades, sólo no se encontró en pastizal y matorral al borde de marismas.

Lasius niger (Linneo, 1758):

Se distribuye por toda la región holártica (WILSON, 1955). Ocupa biotopos muy diversos aunque necesita un cierto grado de humedad en el suelo para establecerse (COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980; COMÍN DEL RÍO & ESPADALER, 1984; TINAUT, 1981). En Doñana aparece bien distribuida y localmente abundante, sobre todo en Monte Negro.

Lasius brunneus (Latreille, 1798):

Especie arborícola bien distribuida por el oeste de Europa y norte de Africa (BERNARD, 1968; WILSON, 1955). Adaptada a vivir en zonas boscosas o umbrófilas (WILSON, 1955), en Doñana se ha localizado con frecuencia en alcornoques.

Camponotus cruentatus (Latreille, 1802):

Elemento mediterráneo occidental se distribuye desde el norte de Italia, región mediterránea francesa, Península Ibérica y el Magreb (CAGNIANT, 1991). Especie boscófila, típica del encinar (ACOSTA *et al.*, 1983a; CERDÁ & RETANA, 1988). Anida en el suelo aunque es muy frecuente encontrarla en árboles y arbustos, donde sube para recoger la melaza de los áfidos (CERDÁ & RETANA, 1988). En el área estudiada apareció con cierta frecuencia en alcornoques. Primera cita para Doñana.

Camponotus pilicornis (Roger, 1859):

Endemismo ibérico (JIMÉNEZ & TINAUT, 1992). Especie boscófila (TINAUT, 1981), del mismo modo que la especie anterior, suele encontrarse forrageando en árboles o grandes arbustos, ya que aunque nidifique a pie de plantas aparece poco por el suelo y se localiza principalmente en matorrales y árboles, donde busca la melaza de áfidos y el néctar de las flores.

Camponotus lateralis (Olivier, 1792):

Muy distribuida por toda Europa meridional y norte de Africa (TINAUT *et al.*, 1994). Típicamente forestal (BERNARD, 1968; SCHEMBRI & COLLINGWOOD, 1981; TINAUT, 1981), nidifica en ramas y corteza de árboles, si lo hace en el suelo es al pie de un tronco. Su principal actividad la realiza entre las ramas recolectando melaza

(BERNARD, 1968). Con frecuencia relacionada con *Crematogaster scutellaris*, cuyas pistas alimenticias suele seguir (BARONI URBANI, 1969). En Doñana localizada en muchos de los alcornoques revisados.

Camponotus truncatus (Spinola, 1808):

Elemento mediterráneo bien distribuido por el sur de Europa y el norte de África (SCHEMBRI & COLLINGWOOD, 1981). Típicamente arborícola, se encontró con cierta frecuencia al revisar alcornoques. Como *C. lateralis* esta especie está muchas veces asociada a *C. scutellaris*, siguiendo sus pistas (BARONI URBANI, 1969). Primera cita para Doñana.

Camponotus sicheli Mayr, 1866:

Interesante especie de distribución de tipo Macaronésico, con escasas citas en la Península Ibérica (TINAUT, 1989). Parece relacionarse con ambientes costeros (TINAUT *et al.*, 1994). Nidifica habitualmente en troncos secos o arbustos (RUANO *et al.*, 1995; TINAUT *et al.*, 1994), aunque en otras regiones de la Península se muestra como terrícola, pero relacionada con frecuencia a pinares (COMÍN DEL RÍO & DE HARO, 1980). Rara en nuestros muestreos. Primera cita para Doñana.

Camponotus fallax (Nylander, 1856):

Se conoce de Europa central y meridional, y es frecuente en Francia e Italia mediterránea (BERNARD, 1968). Especie forestal que nidifica en las ramas de los árboles (ORTIZ & TINAUT, 1988). Al igual que la especie anterior, apareció raramente. Se cita por primera vez para Doñana y para toda la provincia de Huelva.

Cataglyphis rosenhaueri Santschi, 1925:

Especie endémica de la Península Ibérica, se localiza sobre todo en la mitad sur (TINAUT & PLAZA, 1989). Como las otras especies del género suele preferir habitats de escasa cobertura, anidando en zonas despejadas (PLAZA & TINAUT, 1989). En el Parque Nacional de Doñana su distribución está limitada al extremo nordeste, donde es abundante.

Cataglyphis floricola Tinaut, 1993:

Endémica de la Península Ibérica, parece estar restringida a la porción terminal de la desembocadura del Guadalquivir (TINAUT, 1993). Esta especie es bastante peculiar, entre otros aspectos por su alimentación, ya que es inusual para el género, principalmente insectívoro, al recolectar una alta proporción de pétalos de las flores de la cistácea *Halimium halimifolium* (CERDÁ *et al.*, 1992; CERDÁ *et al.*, 1996). Se encuentra con dos formas, una negra y otra bicolor (TINAUT, 1993), y aparece bien distribuida y abundante en el Parque.

Formica fusca Linneo, 1758:

Especie distribuida por toda la región holártica (BERNARD, 1968). Típica montana (BERNARD, 1958), tiene colonias pequeñas y crípticas (SAVOLAINEN, 1991). En la Península Ibérica está bien distribuida. En nuestros muestreos llega a ser muy abundante en zonas higrófitas. Primera cita para Doñana.

Formica subrufa Roger, 1859:

Endemismo ibérico y del sureste francés (TINAUT, 1990). MARTÍNEZ (1987) la señala como montana (1200 a 1700 m de altitud), aunque puede encontrarse desde los 100 m de altitud (TINAUT, 1990). Muestra preferencia por los bosques de encinas, pero también puede encontrarse en zonas de matorral abundante (ACOSTA *et al.*, 1983a; TINAUT, 1990). Es la más xerófila de las especies ibéricas de *Formica* (BERNARD, 1968). En Doñana solo apareció en una localidad, en matorral a borde de marismas.

DISCUSIÓN

Se han citado para el Parque Nacional de Doñana 41 especies de formícidos, y 12 de ellas por primera vez. Es un elevado número, sobre todo en comparación con otras comunidades litorales (Ver en TINAUT *et al.*, 1994), ya que representa casi un 20% de las especies conocidas para la Península Ibérica.

La mayor riqueza en especies de hormigas se encuentra en general en los bosques tropicales, descendiendo con la latitud, con la elevación respecto al nivel del mar y con el incremento de aridez (KUSNEZOV, 1957). En este caso, por tanto, puesto que nos encontramos lejos de los trópicos y en un ambiente relativamente árido, cabría esperar una menor riqueza. De cualquier manera, en ocasiones se relaciona el encontrar un elevado número de especies con el hecho de realizar un esfuerzo suficiente en tiempo y espacio y sobre todo por combinar diferentes técnicas que obtengan la fauna de los distintos microhábitats (ESPADALER & LÓPEZ SORIA, 1991; ESPADALER & ASCASO, 1990). En este trabajo el esfuerzo en tiempo y espacio ha sido grande, sin embargo el elevado número de especies hallado no puede explicarse por haber combinado diferentes técnicas de captura, ya que el tipo de muestreo prioritario ha sido el de trampas de caída combinado con la inspección de árboles, por lo que es incluso posible que aparezcan otras especies, sobre todo aquellas cuya detección sea más difícil (por ejemplo, las hipogeas o parásitas).

Esta elevada riqueza más bien posiblemente se deba a factores como: 1. tratarse de una zona que aunque históricamente ha sufrido bastante presión humana, se ha protegido y mantiene un estado bueno de conservación; 2. posición geográfica que permite la coexistencia de especies de origen atlántico, mediterráneo y norteafricano; 3. las características propias del paraje, con diversidad de ambientes.

Con respecto al último punto, aparecen dos grandes categorías de especies, las propias de ambientes xerófitos y las de ambientes higrófitos. En la primera categoría se encuadran especies que presentan adaptaciones a medios sabulícolas. Y es que estos medios, y en particular los litorales, son ambientes muy restrictivos para la vida en general, debido a la conjunción de tres factores negativos: el carácter xerófito, halófito y movilidad del substrato (BERNARD, 1980; RUANO *et al.*, 1995; TINAUT *et al.*, 1994). Estas condiciones son superadas, sin embargo, por un gran número de especies adaptadas a estos ambientes. Las adaptaciones en los formícidos, en este sentido, implican aspectos morfológicos, etológicos y fisiológicos (BERNARD, 1980; CERDÁ, 1986; TINAUT *et al.*, 1994), como son:

1. Presencia de psammóforo: quetas largas situadas en la gula que ayudan a la retirada de la arena del hormiguero.
2. Comportamiento excavador, rápido y eficaz, que les permita extraer la arena que el viento pueda introducir en los nidos.
3. Especies que se desplazan velozmente y/o se alzan sobre sus patas para evitar las altas temperaturas del suelo.
4. Especies que desarrollan su actividad en la noche o el crepúsculo para evitar asimismo las elevadas temperaturas.
5. Especies de costumbres arborícolas o que aunque no nidifiquen sobre los árboles busquen en ellos su alimento, encontrando un microclima más benigno que al nivel del suelo.
6. Especies generalistas u oportunistas, con facilidad para colonizar ambientes restrictivos.

Con respecto al primer punto, *Messor maroccanus* presenta un psammóforo muy desarrollado. Esta especie tiene una distribución casi exclusiva en ecosistemas dunares atlánticos de la Península Ibérica, y de todas las especies del género *Messor*, es la más abundante en el Parque. *M. bouvieri*, aunque puede encontrarse también en otros ambientes, aparece con frecuencia en formaciones dunares (TINAUT *et al.*, 1994) y posee asimismo un psammóforo muy desarrollado. Otras especies quizá no sean tan representativas de ambientes sabulículas, pero presentan esta adaptación que les facilita su instalación en ellos, por ejemplo *M. hispanicus* y *M. lusitanicus*, que tienen un psammóforo bastante desarrollado. Todo este grupo de especies es etiópico, distribuidas a ambos lados del estrecho de Gibraltar o bien son endémicas de la Península Ibérica. Por el contrario, *M. barbarus*, con una distribución mundial más amplia, es rara en el Parque, y no presenta psammóforo sino quetas de desarrollo similares a las del resto de la cabeza. Es destacable que aparezcan 5 de las 9 especies de *Messor* citadas para la Península Ibérica.

Otro género con especies con psammóforo es *Goniomma* (ACOSTA, 1981), así *G. kugleri* y *G. hispanicum* tienen un psammóforo, que aunque no esté muy desarrollado les puede ser de ayuda para colonizar zonas arenosas (ver TINAUT *et al.*, 1994 para *G. kugleri*).

Otros tipos de adaptaciones se encuentran en las hormigas del género *Cataglyphis*. Son hormigas con alta termofilia (WEHNER *et al.*, 1992; CERDÁ *et al.*, 1992), que conforman especies propias de ambientes áridos o semiáridos del hemisferio norte (BERNARD, 1988; AGOSTI, 1990), pudiendo colonizar los desiertos pedregosos e incluso los de arena, en donde pueden llegar a ser, junto con las hormigas del género *Messor*, uno de los insectos dominantes (DÉLYE, 1968).

Las especies del género *Cataglyphis* no sólo habitan zonas áridas, sino que además presentan una actividad estrictamente diurna y en las horas más cálidas del día. Este comportamiento por un lado disminuye el riesgo de depredación, y por otro, reduce la competencia con otras hormigas, ya que muy pocas especies soportan temperaturas tan

elevadas. Para ello, han desarrollado algunos comportamientos como subirse a la vegetación cuando la temperatura del suelo es excesiva y correr alzadas sobre sus largas patas y con el abdomen elevado, con lo que consiguen disminuir la temperatura microambiental (CERDÁ, 1986; WEHNER *et al.*, 1992). Además, presentan un comportamiento excavador, rápido y eficaz que les permite extraer la arena que el viento introduce en sus nidos (RUANO & TINAUT, 1993). En el Parque Nacional de Doñana aparecen dos especies de las seis citadas para la Península Ibérica (TINAUT, 1993), y es destacable la gran abundancia de *C. floricola*, la cual escasea únicamente en los medios higrófitos y en el sector norte del Parque. Tanto es así que se puede considerar a *C. floricola*, junto con *M. maroccanus*, como especialistas de estos medios dunares atlánticos.

Por otro lado, aunque la zona no es esencialmente boscosa, hay un elevado número de especies que nidifican en árboles o que pasan la mayor parte del tiempo buscando alimento en ellos, evitando así las elevadas temperaturas que el suelo arenoso alcanza, y aprovechando por otro lado los recursos que árboles y arbustos les ofrecen, especialmente en lo que se refiere a secreciones de homópteros. Así en Doñana, estas especies arborícolas o que suben con frecuencia a los árboles, están bien representadas en especies de los géneros *Leptothorax*, *Crematogaster*, *Lasius* y sobre todo de *Camponotus*. Además, al ser el suelo de carácter arenoso, se dificulta en gran medida la excavación de los nidos, por lo que muchas de las especies escogen pies de plantas, donde las raíces y la mayor consistencia que allí el suelo pueda tener por la humedad que les rodea, facilitan la labor de la construcción de las galerías.

Para completar el análisis de especies integradas en este ambiente xerófito-sabulícola hay que destacar la presencia de otras como: *Cardiocondyla batesii* especialista de sustratos relativamente inestables, *Leptothorax naeviventris* de ambientes desérticos, sobre todo sabulícolas, *Tapinoma nigerrima* y *Tapinoma erraticum* especies oportunistas (RETREPO *et al.*, 1985), y *Aphaenogaster senilis*, especie de gran plasticidad ecológica (BERNARD, 1968; CERDÁ & RETANA, 1988).

Por otro lado, aunque la precipitación en Doñana no es abundante, en coincidencia a la de otros puntos de llanura próximos, la escasa profundidad de la capa freática en algunas zonas, junto con la acidez del sustrato, confieren a su vegetación características similares a los de otras áreas de la Europa atlántica (RODRÍGUEZ, 1991). Esto permite la presencia de especies propias de áreas más septentrionales, o bien que son montanas, o se encuentran en bosques umbrófilos. Así aparecen especies como *Myrmica aloba*, *Aphaenogaster gibbosa*, *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax tyndalei*, *Tetramorium caespitum*, las pertenecientes a los géneros *Tapinoma* y *Formica*, *Plagiolepis pygmaea* o *Lasius niger* (ver características y referencias en los comentarios de cada especie).

Un factor primordial para explicar la composición de especies de un área es conocer su corología e incluso su posible origen (HUGGETT, 1998). La corología se puede conocer actualmente con bastante precisión gracias a los numerosos trabajos existentes sobre faunística de formícidos. Conocer el origen es bastante más especulativo y constituye uno de los problemas clásicos en biogeografía (MYERS & GILLER, 1988). CAIN (1944) señala diferentes criterios para establecer el área de origen de un determinado taxón. Nosotros vamos a basarnos sobre todo en el criterio de la máxima diversidad. Dos estudios de este tipo han sido realizados en los formícidos ibéricos por uno de los autores del presente trabajo y en ellos se centran parte de los análisis (ORTIZ & TINAUT, 1988; TINAUT *et al.*, 1994).

El área de Doñana es de un origen sedimentario post-orogénico muy reciente (Cuaternario próximo, según VELA, 1984), por lo que su poblamiento se habrá efectuado a partir de la fauna existente en terrenos circundantes más antiguos, por especies que fueron capaces de tolerar sobre todo sus condiciones edáficas (TINAUT, 1993; TINAUT *et al.*, 1994). En general, por su posición geográfica Doñana es colonizada por especies por un lado típicamente europeas y por otro lado por especies de distribución norteafricana o circunmediterránea, lo que contribuye a aumentar su diversidad. Según su corología se distinguen los siguientes tipos de especies:

- a. Endemismos locales o bético-occidentales: *Cataglyphis floricola* (2,4% de las especies).
- b. Endemismos ibéricos: *Myrmica aloba*, *Messor hispanicus*, *Messor lusitanicus*, *Goniomma hispanicum*, *Goniomma kugleri*, *Solenopsis robusta*, *Tetramorium hispanicum*, *Camponotus pilicornis*, *Cataglyphis rosenhaueri*, *Formica subrufa* (24,4%).
- c. Elementos mediterráneo-occidentales: *Aphaenogaster senilis*, *Messor barbarus*, *Messor bouvieri*, *Messor marcanus*, *Oxyopomyrmex saulcyi*, *Crematogaster auberti*, *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax tyndalei*, *Leptothorax naeviventris*, *Cardiocondyla batesii*, *Tapinoma erraticum*, *Camponotus cruentatus*, *Camponotus sicheli* (31,7%).
- d. Elementos mediterráneos en sentido amplio: *Aphaenogaster gibbosa*, *Plagiolepis pygmaea*, *Plagiolepis schmitzii*, *Camponotus truncatus* (9,7%).
- e. Elementos mediterráneos-asiáticos: *Pheidole pallidula*, *Crematogaster scutellaris*, *Tetramorium semilaeve*, *Tapinoma nigerrima*, *Lasius brunneus*, *Camponotus lateralis* (14,6%).
- f. Elementos paleárticos: *Leptothorax rabaudi*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*, *Camponotus fallax*, *Formica fusca* (12,2%).
- g. Especies introducidas: *Linepithema humile* (2,4%).
- h. Especies cosmopolitas: *Hypoponera punctatissima* (2,4%).

Por tanto, la mayoría de las especies son de distribución mediterránea y sobre todo mediterránea-occidental. Los elementos paleárticos están escasamente representados con un 12,2% de las especies, por debajo del 20% de especies de origen boreo-alpino y angárico supuesto por DE HARO y COLLINGWOOD (1977) para Andalucía. Los endemismos tanto ibéricos en general, como locales son abundantes, alcanzando el 26,8% de las especies.

En cuanto al origen de los géneros que constituyen esta fauna, se encuentran:

1. Elementos mediterráneos-occidentales: *Goniomma* y *Oxyopomyrmex*, con tres especies que representan el 7,3% del total de las citadas en el presente trabajo.
2. Mediterráneos-asiáticos: *Aphaenogaster* y *Cataglyphis* (9,7%).

3. Etiópicos: *Messor* (12,2%).
4. Elementos etiópicos-orientales: *Cardiocondyla*, *Crematogaster*, *Tetramorium* y *Plagiolepis* (19,5%).
5. Holárticos: *Myrmica*, *Lasius* y *Formica* (12,2%).
6. Tropicales: *Pheidole* (2,4%).
7. Neotropicales-neárticos: *Solenopsis*, *Tapinoma* y *Linepithema* (9,7%).
8. Sin determinar: *Leptothorax*, *Camponotus* e *Hypoponera* por tener distribución mundial (26,8%).

Por tanto, la fauna de Doñana aglutina elementos de diferentes orígenes, pero con un componente mayoritario etiópico. Los elementos holárticos están relativamente mal representados para tratarse de una zona en la región paleártica. Estos hechos posiblemente están muy influidos por el carácter sabulícola y xerófito de la zona.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a Mariano J. Rodríguez, Jaime Aperribay y Antonio Priego su colaboración en el trabajo de campo, y a Catalina Ramírez en la separación de las muestras. Este trabajo se ha beneficiado de una beca de F.P.I., concedida por la Comunidad Autónoma de Andalucía a S. Carpintero.

BIBLIOGRAFIA

ACOSTA, F.J., 1981. Sobre los caracteres morfológicos de *Goniomma*, con algunas sugerencias sobre su taxonomía. *EOS*, 57:7-16.

ACOSTA, F.J., M.D. MARTÍNEZ IBÁÑEZ & J.M. SERRANO, 1983a. Contribución al conocimiento de la mirmecofauna del encinar peninsular. II: principales pautas autoecológicas. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 7:297-306.

ACOSTA, F.J., M. MORALES & J.M. SERRANO, 1983b. Capacidad de transcripción de una mirmecocenosis en un medio adverso. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 7:151-158.

AGOSTI, D., 1990. Review and reclassification of *Cataglyphis* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Natural History*, 24: 1457-1505.

ASCHMANN, H., 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystem. In di Castri, F. and Mooney, H.A., (Ed.): *Mediterranean type ecosystems*: 11-19. Springer-verlag. Berlin.

BARONI URBANI, C., 1969. Trail sharing between *Camponotus* and *Crematogaster*: some comments and ideas. *Process of VI Congress of International Union for the Study of Social Insects*, Bern, 1:11-17.

BERNARD, F., 1958. Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord: évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bulletin de la Société D'Histoire Naturelle D'Afrique du Nord*, 49:301-356.

BERNARD, F., 1968. *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen*. Ed. Masson. Paris. 411 pp.

BERNARD, F., 1980. Influence du terrain sur les fourmis en region mediterraneenne. *Colloque sur les Sociétés d'Insectes (UIEIS), Biologie-Ecologie méditerranéene*, 7(3):189-190.

BERNARD, F., 1988. Recherches ecologiques sur les fourmis du Sahara. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 4:195-202.

CAGNIANT, H., 1991. Etude des populations marocianes de la superespece *Camponotus cruentatus* Latreille. Mise en evidence de *Camponotus obscuriventris* sp. n. (Hymenoptera, Formicidae). *EOS*, 67: 35-54

- CAIN, S.A., 1944. *Foundations of plant geography*. Harper and Row, New York.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J., 1991. Reproduction et développement des sociétés de *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Societe entomologique de France*, 27: 103-111
- CEBALLOS, G. 1956. *Catálogo de los himenópteros de España*. Trabajos del Instituto Español de Entomología. C.S.I.C. Madrid. 554 pp.
- CERDÁ, X., 1986. *Contribución al estudio de la etología y la ecología de Cataglyphis iberica* (Emery 1906) (Hymenoptera, Formicidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Barcelona.
- CERDÁ, X., J. BOSCH, , A. ALSINA & J. RETANA, 1988. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Societe entomologique de France*, 24:69-75.
- CERDÁ, X. & J. RETANA, 1988. Descripción de la comunidad de hormigas de un prado sabanoide en Canet del Mar (Barcelona). *Ecología*, 2:333-341.
- CERDÁ, X., J. RETANA, S. CARPINTERO & S. CROS, 1992. Petals as the main resource collected by the ant *Cataglyphis floricola* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 20:3:315-320.
- CERDÁ, X., J. RETANA, S. CARPINTERO & S. CROS, 1996. An unusual ant diet: *Cataglyphis floricola* feeding on petals. *Insectes Sociaux*, 43:101-104.
- COLLINGWOOD, C.A. & I.H.H. YARROW, 1969. A survey of Iberian *Formicidae* (Hymenoptera). *EOS*, 44:53-101.
- COMÍN DEL RÍO, P. & A. DE HARO VERA, 1980. Datos iniciales para un estudio ecológico de las hormigas de Menorca (*Hym. Formicidae*). *Butlletí de la Societat d'Historia Natural de las Balears*, 24:23-48.
- COMÍN DEL RÍO, P. & X. ESPADALER, 1984. Ants of the Pityusic Islands. (*Hym. Formicidae*). In Kuhbier, H., Alcover, J.A. & Guerau d'Arellano Tur, (Ed.): *Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*: 287-301. Junk Publishers, The Haue, Boston, Lancaster.
- DE HARO, A. & C.A. COLLINGWOOD, 1977. Prospección mirmecológica por Andalucía. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 6(12):85-90.
- DE HARO, A. & C.A. COLLINGWOOD, 1991. Prospección mirmecológica en la Cordillera Ibérica. *Orsis*, 6:109-126.
- DÉLYE, G., 1968. *Recherches sur l'ecologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara*. Thèse Université D'Aix-Marseille. 155 pp
- ESPADALER, X., 1981. Les formigues granívores de la mediterrània occidental. *Treballs de la Institutio Catalana D'Historia Natural*, 9:39-44.

- ESPADALER, X., 1985. *Goniomma kugleri*, a new granivorous ant from the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Formicidae). *Israel Journal of Entomology*, 19:61-66.
- ESPADALER, X. & C. ASCASO, 1990. Adición a las hormigas (Hymenoptera, Formicidae) del Montseny (Barcelona). *Orsis*, 5:141-147.
- ESPADALER, X. & L. LÓPEZ-SORIA, 1991. Rareness of certain Mediterranean species: fact or artifact?. *Insectes Sociaux*, 38:365-377.0
- FOREL, A., 1895. Südpalaeartische Ameisen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*. 9:227-234
- GAUSSEN, H., 1968. Les indices sérothermique et hygrothermique en Péninsule Hispanique et en Africa du Nord partie N.W. *Collectanea Botánica*, 7:499-504.
- HUGGETT, R.J., 1998. *Fundamentals of Biogeography*. Routledge. Londres. 261 pp.
- JIMÉNEZ, J. & J.A. TINAUT, 1992. Mirmecofauna de la Sierra de Loja (Granada) (Hymenoptera, Formicidae). *Orsis*, 7:97-111.
- KUSNEZOV, N., 1957. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. *Evolution*, 11:298-299.
- LÓPEZ, F., 1991. Estudio morfológico y taxonómico de los grupos de especies ibéricas del género *Tetramorium* Mayr, 1855 (Hym., Formicidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 15:29-52.
- MARTÍNEZ, M.D., 1987. Las hormigas (Hym. Formicidae) de la Sierra de Guadarrama. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 11:385-394.
- MEDINA, M., 1891. Catálogo provisional de las hormigas de Andalucía. *Anuario de la Sociedad Española de Historia Natural*, 20. 95-104.
- MONTES, C., F. BORJA, M.A. BRAVO & J.M. MOREIRA, coordinadores., 1998. *Reconocimiento Biofísico de Espacios Naturales Protegidos. Doñana: Una aproximación Ecosistémica*. Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente. 331 pp.
- MYERS, A.A. & P.S. GILLER, 1988. *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall. Londres. 578 pp.
- ORTIZ, F.J. & J.A. TINAUT, 1988. Formícidos del litoral granadino. *Orsis*, 3:145-163.
- PLAZA, J. & J.A. TINAUT, 1989. Descripción de los hormigueros de *Cataglyphis rosenhaueri* (Emery, 1906) y *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) en diferentes biotopos de la provincia de Granada (Hym. Formicidae). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 13:109-116
- RETREPO, C., X. ESPADALER & A. DE HARO, 1985. Contribución al conocimiento faunístico de los formícidos del Macizo de Garraf (Barcelona). *Orsis*, 1:113-129.

- RODRÍGUEZ, J., 1991. *Las mariposas del Parque Nacional de Doñana. Biología y Ecología de Cyaniris semiargus y Plebejus argus*. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba.
- RODRÍGUEZ, A. & J. FERNÁNDEZ HAEGGER, 1983. Empleo del análisis de clasificación para la detección de grupos de especies afines en una comunidad de hormigas. *Studia Oecologica*, 4:115-124.
- RUANO, F., M. BALLESTA, J. HIDALGO & J.A. TINAUT, 1995. Mirmecocenosis del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (*Hymenoptera: Formicidae*). Aspectos ecológicos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 19(1-2):89-107.
- RUANO, F. & J.A. TINAUT, 1993. Estructura del nido de *Cataglyphis floricola* TINAUT, 1993. Estudio comparado con los hormigueros de *C. iberica* (Emery, 1906) y *C. rosenhaueri* (Emery, 1906) (*Hymenoptera, Formicidae*). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 17: 179-189.
- SAUNDERS, E., 1888. On a collection of Ants from Gibraltar and Tangier. *Entomologist's Monthly Magazine*, 25:17.
- SAUNDERS, E., 1890. *Aculeate Hymenoptera* collected by J.J.Walker, Esq., R.N., F.L.S., at Gibraltar and in north Africa (Part. I. *Heterogyna*). *Entomologist's Monthly Magazine*, 26: 201-205
- SANTSCHI, F., 1933. Etude sur le sous-genre *Aphaenogaster*. *Revue suisse de Zoologie*, 40:389-408.
- SAVOLAINEN, R., 1991. Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behaviour, Ecology and Sociobiology*, 28:1-7.
- SCHEMBRI, S.P. & C.A. COLLINGWOOD, 1981. A revision of the myrmecofauna of the Maltese Islands (*Hymenoptera, Formicidae*). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 83: 417-442.
- TEJEDO, M., A. LAZO, R. REQUES & J.M. SÁNCHEZ, 1999. *Bases ecológicas para la elaboración del Plan de Conservación e Investigación del Parque Natural de Doñana*. Consejería de Medio Ambiente, 236 pp.
- TINAUT, A., 1981. *Estudio de los Formícidos de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada.
- TINAUT, A., 1982. Evolución anual de la mirmecocenosis de un encinar. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 11(22):49-56.
- TINAUT, A., 1985. Descripción de los sexados de *Messor lusitanicus* SANTSCHI, 1929 (*Hymenoptera, Formicidae*). *Nouvelle Revue D'Entomologie*, 2:85-90.
- TINAUT, A., 1989. Contribución al estudio de los formícidos de la región del Estrecho de Gibraltar y su interés biogeográfico (*Hym., Formicidae*). *Graellsia*, 45:19-29.

- TINAUT, A., 1990. Descripción del macho de *Formica subrufa* Roger, 1859 y creación de un nuevo subgénero (*Hymenoptera: Formicidae*). *EOS*, 65(2):281-291.
- TINAUT, A., 1991. Contribución al conocimiento de los formícidos del Parque Nacional de Doñana (*Hym.*, *Formicidae*). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 15:57-63.
- TINAUT, A., 1993. *Cataglyphis floricola* nov. sp. new species for the genus *Cataglyphis* Förster, 1850 (*Hymenoptera, Formicidae*) in the Iberian Peninsula. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 66:123-134.
- TINAUT, A. & X. ESPADALER, 1987. Descripción del macho de *Myrmica aloba* FOREL, 1909 (*Hymenoptera, Formicidae*). *Nouvelle Revue D'Entomologie*, 4:61-69.
- TINAUT, A. & J. PLAZA, 1989. Situación taxonómica del género *Cataglyphis* Förster, 1850 en la Península Ibérica. I. Las especies del subgénero *Cataglyphis* Förster (*Hym. Formicidae*). *EOS*, 65: 189-199
- TINAUT, A., F. RUANO, J. HIDALGO & M. BALLESTA, 1994. Mirmecocenosis del sistema de dunas del Paraje Natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (*Hymenoptera, Formicidae*). Aspectos taxonómicos, funcionales y biogeográficos. *Graellsia*, 50:71-84.
- VELA, A.L., 1984. *Estudio preliminar de la hidrogeología e hidrogeoquímica del sistema de dunas móviles y flecha litoral del Parque Nacional de Doñana*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. 221 pp.
- WEHNER R., A.C. MARSH & S. WEHNER, 1992. Desert ants on a thermal tightrope. *Nature*, 357:586-587.
- WILSON, E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 113: 1-199.

Soledad Carpintero¹, Alberto Tinaut², Joaquín Reyes³ y Luis Arias de Reyna¹.
 1: Departamento de Biología Animal (Etología).
 Universidad de Córdoba. 14071 Córdoba.
 2: Departamento de Biología Animal y Ecología.
 Universidad de Granada, 18071 Granada.
 3: Departamento de Química Analítica y Ecología.
 Universidad de Córdoba. 14071 Córdoba.

TABLA 1

	1	2	3
<i>Hypoponera punctatissima</i>			X
<i>Myrmica aloba</i>	X	X	X
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>			X
<i>A. senilis</i>	X	X	X
<i>A. dulciniae</i>	X		
<i>Messor barbarus</i>	X	X	X
<i>M. bouvieri</i>	X		X
<i>M. hispanicus</i>			X
<i>M. maroccanus</i>	X	X	X
<i>M. lusitanicus</i>		X	X
<i>Goniomma hispanicum</i>	X	X	X
<i>G. kugleri</i>		X	X
<i>Oxyopomyrmex saulcyi</i>		X	X
<i>Pheidole pallidula</i>	X		X
<i>Crematogaster scutellaris</i>	X	X	X
<i>C. auberti</i>	X	X	X
<i>Solenopsis robusta</i>		X	X
<i>Leptothorax racovitzai</i>		X	X
<i>L. tyndalei</i>		X	X
<i>L. naeviventris</i>			X
<i>L. rabaudi</i>			X
<i>Tetramorium hispanicum</i>	X	X	X
<i>T. caespitum</i>		X	X
<i>T. semilaeve</i>	X		X
<i>T. punicum</i>	X		
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	X		
<i>Cardiocondyla batesii</i>			X
<i>Linepithema humile</i>		X	X
<i>Tapinoma erraticum</i>	X	X	X
<i>T. nigerrima</i>		X	X
<i>Plagiolepis schmitzii</i>	X		X
<i>P. pygmaea</i>			X
<i>Lasius niger</i>	X	X	X
<i>L. brunneus</i>		X	X
<i>Camponotus cruentatus</i>			X
<i>C. pilicornis</i>		X	X
<i>C. lateralis</i>	X	X	X
<i>C. micans</i>	X		
<i>C. foreli</i>	X		
<i>C. truncatus</i>			X
<i>C. sicheli</i>			X
<i>C. fallax</i>			X
<i>Cataglyphis albicans</i>	X		
<i>C. rosenhaueri</i>		X	X
<i>C. floricola</i>			X
<i>Formica gerardi</i>	X		
<i>F. fusca</i>			X
<i>F. subrufa</i>	X		X
<i>F. cunicularia</i>	X	X	

Tabla 1. Relación de especies encontradas en Doñana en los trabajos: 1-DE HARO y COLLINGWOOD, 1977; 2-TINAUT, 1991; 3-Presente estudio.

ANEXO 2. ENFRENTAMIENTOS ENTRE COLONIAS DE *L. HUMILE* Y *P. PALLIDULA* O *A. SENILIS*

ENFRENTAMIENTOS ENTRE COLONIAS DE *A. SENILIS* Y DE *L. HUMILE*, EN LA CASA DEL MARTINAZO Y EN LA JAULA DEL LINCE.

El día 22/VII/91 a las 19.30, en el muro que rodea la casa del Martinazo, se vio una emigración desordenada de *A. senilis* (sin formar pistas y sin una dirección determinada), con grupos dispersos de obreras que transportaban otras obreras, machos y larvas.



Obreras y reina de *A. senilis* abandonando el hormiguero

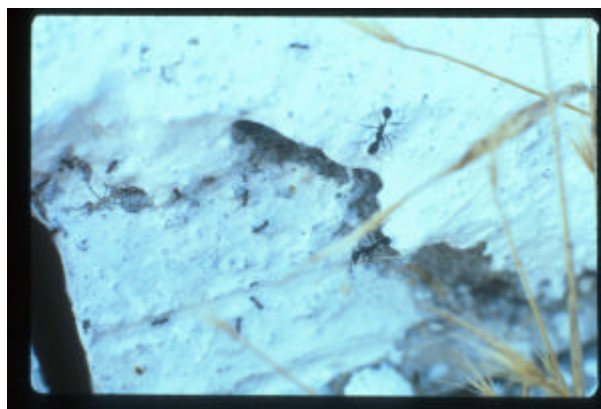
A. senilis está siendo atacada por *L. humile*. Algunos grupos de las nativas se dirigen hacia una zona donde hay otro nido de la misma especie cuyas obreras también atacan a las del nido invadido.

A las 19.55 horas se produce una salida masiva de obreras de *A. senilis* (algunas con larvas), de machos y de la reina. Las obreras salen en todas las direcciones, de manera muy desordenada. En un primer momento se forma

una aglomeración de obreras, larvas y machos a unos 30 cm en la pared del muro sobre el nido.

20.30: Del nido de *A. senilis* entran y salen gran cantidad de *L. humile* y algunas *A. senilis* aisladas, cada vez menos, que son atacadas y se fugan. Se van formando diferentes grupos de *A. senilis*, que son atacadas por *L. humile*. La reina se va moviendo al pie del muro, a unos 15 cm de la base, algunas obreras la acompañan pero en ningún momento es transportada. Los distintos grupos continúan siendo atacados por *L. humile*, aunque tienden a reagruparse. Pero al sufrir agresiones continuas se dispersan de nuevo en pequeños grupos.

21.35: El grupo de la reina, y la misma reina sufren continuos ataques de las cada vez más numerosas *L. humile*, por lo se va dispersando más y más. La reina aparece muy desorientada.



Cada vez se ven menos *A. senilis*...

21.45: La reina está sola y va por la base del muro. Las obreras de *A. senilis* están muy dispersas y son atacadas. Se observan algunos transportes de adultos en dirección contraria al nido de origen.

00.30: Se encuentran dos grupos principales de *A. senilis* que continúan agrupadas y quietas. Contienen unas 150 obreras en total. En la zona de la

reina ya no hay casi grupo. Sólo se ven obreras de *A. senilis* separadas y siendo atacadas. La reina continúa moviéndose sola y desorientada.

Al siguiente día, a las 10.30 se ven aún algunos pequeños grupos de obreras con crías, que sufren los ataques de las *A. senilis* del otro nido. En uno de los grupos, por fin, se localiza a la reina muerta, sin antenas ni dos patas, y a la que intentan transportar las obreras.

En la misma noche del 22 de julio, se encontró una batalla similar en los alrededores de la Jaula del Lince. A las 19.00 horas se encontró, lo que en un primer momento se pensó que era una emigración natural de *A. senilis*. Sin embargo, se observó que se desarrolló una lucha a lo largo de la noche, entre dichas obreras de *A. senilis* y *L. humile*, creándose una situación muy parecida a la descrita anteriormente, con formación de grupos dispersos de *A. senilis* que eran atacados por *L. humile*.

El día 23 de julio se encontró en la casa del Martinazo una emigración de otro nido *A. senilis*, ésta de forma natural y ordenada.

EMIGRACION NATURAL DE UN NIDO DE *A. SENILIS* EN LA CASA DEL MARTINAZO.

Se descubre dicha emigración el día 23/VII/91 a las 10.20. Se observa y cuantifica para compararla con la emigración forzada por *L. humile* a otro nido de *A. senilis* en la misma zona y en las mismas fechas (un día antes).

La colonia abandona el nido, situado entre la vegetación herbácea (de unos 20 cm de altura) y a unos 2.5 m del muro de la casa, y se dirigen al nuevo nido, situado al margen de un camino a unos 3 m del primer nido. Se observan transportes de obreras, pupas, larvas y huevos. Mientras van llegando los transportes hay una elevada actividad excavadora en el segundo nido.

Se computan los transportes que llegan al segundo nido en periodos de 2 minutos, contando cada 10 minutos (tabla 1).

HORA	TRANSPORTES
10:20	24 (sobre todo de larvas y obreras)
10:30	32 (sobre todo de obreras y machos)
10:40	3 (2 obreras y 1 macho)
10:50	1 (obrero)
11:00	1 (obrero)
11:10	1 (obrero)
11:20	0
11:30	0

Tabla 1. Transportes en la pista de *A. senilis*, desde el nido original al nuevo.

La actividad excavadora en el segundo nido continúa hasta las 11.20, hora también en la que dejan de aparecer obreras desde el primer nido. Para las 11.30 se considera que la emigración ha concluido, ya que no se ve ninguna obrera en el exterior.

El día 24/VII/91 el segundo nido presenta actividad normal y el primer nido aparece abandonado.

INTERACCION FORZADA ENTRE *A. SENILIS*-*L. HUMILE* EN LA CASA DEL MARTINAZO

El día 26/VII/91 se intenta provocar una interacción mediante cebos, entre una colonia de *A. senilis* y *L. humile*.

19.30 horas: Se observa una pista de *L. humile* alrededor del muro que rodea la casa del Martinazo. A unos 30 cm del muro se encuentra el nido de *A. senilis*. Se intenta forzar el encuentro de *L. humile* con dicho nido colocando un cebo con miel (A) en la base de la pared, y otro cebo con galleta (B) a 10 cm del nido de *A. senilis* y a 20 cm del cebo A y de la pista de *L. humile*.

20.00: El cebo B se ve ocupado por *A. senilis*, de manera que a esta hora hay 7 obreras. Poco después (20.10) llegan algunas obreras de *L. humile* a dicho cebo y comienzan a atacar a las obreras de *A. senilis*. Las *A. senilis* intentan mantener de forma agresiva el cebo, de manera que a las 20.45 quedan 4

obreras. Pero terminan por ceder a los ataques de *L. humile* y a las 21.30 el cebo B está ocupado por 8 obreras de esta última especie.

20.52: *L. humile* no sólo ha conseguido retirar a *A. senilis* del cebo, sino que la ha seguido en su retirada y controla la entrada del nido, de manera que cuando alguna obrera de *A. senilis* intenta salir, es atacada.

22.00: Se mantiene la situación anterior, con cada vez más obreras de *L. humile* controlando la entrada del nido de *A. senilis*, hasta que estas obreras desaparecen por completo, y las hormigas argentinas comienzan a introducirse en el nido.

A estas horas el nido que emigró el día 23/VII/91 continúa con actividad normal, con transporte de presas, etc. Por otro lado, en nidos próximos de *A. senilis* se observó la salida de machos a las 21.40. Todo ello hace pensar que la presencia de *L. humile* está afectando la actividad del nido que están controlando.

El día siguiente (27/VII/91), a las 9.25 el cebo continúa ocupado por *L. humile*. A la entrada del nido de *A. senilis* hay unas 10-15 obreras de *A. senilis* que intentan salir pero las *L. humile* se lo impiden, y si alguna consigue llegar a la galleta del cebo B, son atacadas. A unos 3 ó 4 metros, el nido de *A. senilis* que emigró el 23/VII/91 presenta actividad normal, con las obreras entrando y saliendo del nido y trayendo presas. Por lo tanto, de nuevo en este día la actividad del nido de *A. senilis* está siendo afectada por la presencia de *L. humile*.

Sin embargo, a las 21.00 del mismo día, el cebo de galleta está ocupado por *A. senilis*. El nido presenta aparentemente actividad normal. No hay presencia de obreras de *L. humile* por los alrededores ni en la pista de la base del muro. Se desconoce el motivo del abandono de *L. humile* de dicho cebo.

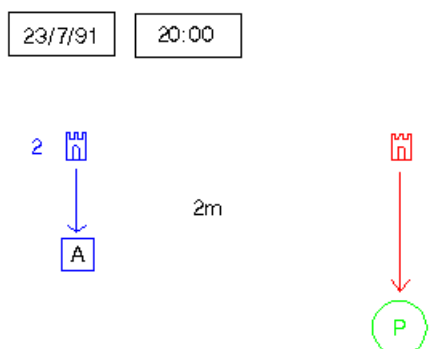
ENFRENTAMIENTOS ENTRE COLONIAS DE *L. HUMILE* Y *P. PALLIDULA* EN “EL ACEBUCHE”

EXPERIMENTO 1

Día 23/VII/91

20.00 horas: En una situación inicial, se encuentra una pista de *L. humile* que sale de un nido (N1) y se dirige a un pino situado a 1,5 metros del nido.

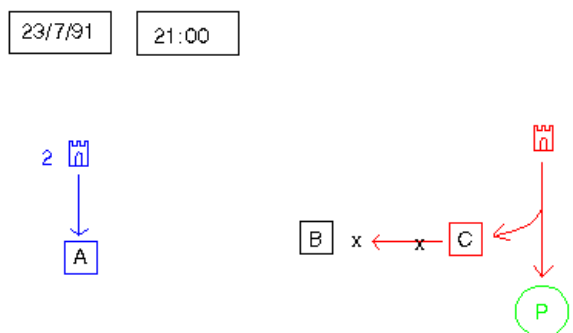
A 2 m de esta pista se colocó un cebo de galleta (Cebo A). A esta hora está ocupado por obreras de *P. pallidula*, que provienen de un nido situado a unos 50 cm (N2).



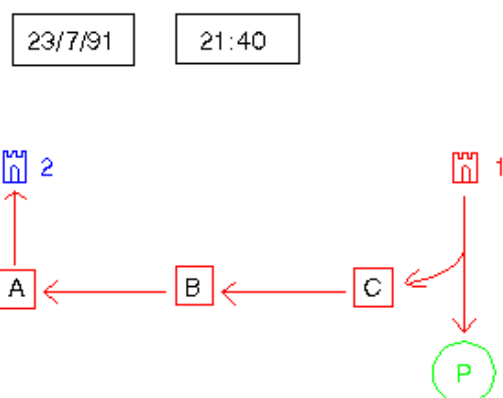
Todas las figuras cebos y nidos: Rojo = *L. humile*, Azul = *P. pallidula*, Negro = sin ocupación aparente, calavera = peleas.

20.45: La intención es forzar la interacción de las obreras de las dos especies, para lo que se coloca un cebo C cerca de la pista de *L. humile* que se dirige hacia el cebo A. Al cabo de 5 minutos este cebo C está ocupado por gran cantidad de obreras de *L. humile*. A continuación, se coloca un cebo B a 70 cm del C (ocupado por *L. humile*) y a 130 cm del A (ocupado por *P. pallidula*) y entre los cebos B y C se ponen pequeños cebos para dirigir las *L. humile* al cebo B.

21.00: El cebo A está ocupado por *P. pallidula*, el C ocupado por *L. humile* y algunas obreras de *L. humile* comienzan a dirigirse a los cebos colocados ente el B y el C.



21.40: Como situación final, la pista de *L. humile* que sale del cebo C, va directamente al B, al cual sobrepasa, continuando hacia el cebo A, que es finalmente ocupado. Después, la pista continúa hasta la entrada del nido del *P. pallidula* (N2). Allí hay una gran cantidad de obreras de *L. humile* moviéndose excitadas y no se observan obreras de *P. pallidula*.

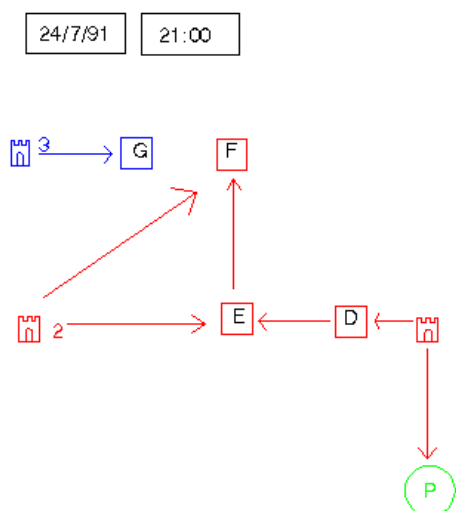


El día siguiente se retorna para ver que ha pasado con la colonia de *P. pallidula*, si continúan en el nido, o si lo han abandonado y lo ocupa *L. humile*.

24/VII/91

20.30: Se colocan 4 cebos de galleta (D, E, F y G) alrededor de donde estaba el día anterior la entrada N2 de *P. pallidula*, con la finalidad de ver si esta especie todavía lo ocupa.

21.00 Los cebos D, E y F están, a esta hora, ocupados por *L. humile* y el G por *P. pallidula*. Hay una pista de *L. humile* que parte del nido N1 de esta especie, hasta el cebo D, luego continúa hasta el cebo E. Al mismo cebo, y al F, van llegando obreras de *L. humile* procedentes del nido N2 (nido que el día anterior era ocupado por *P. pallidula*).

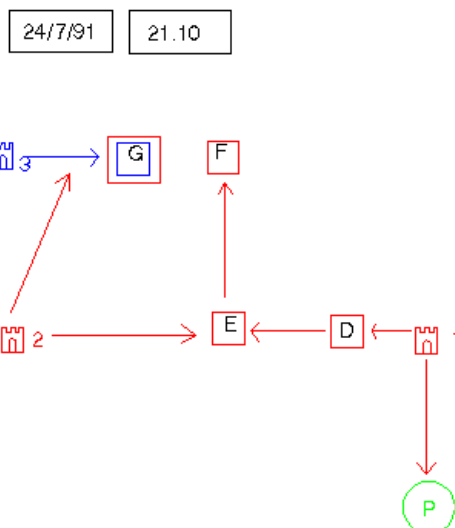


CEBOS/HORA	D	E	F	G
21.00	80 Lhum	6 Lhum	8 Lhum	40 Ppal
21.10	80 Lhum	8 Lhum	30 Lhum	12 Ppal (*)
21.30	80 Lhum	15 Lhum	30 Lhum	13 Lhum (**)
21.45	40 Lhum	2 Lhum	9 Lhum	6 Lhum

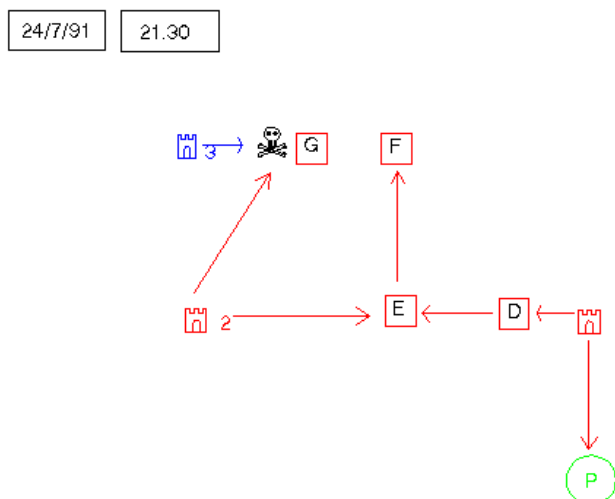
Tabla 2. Ocupación de los cebos por Lhum (*L. humile*) o Ppal (*P. pallidula*). (*) Obreras de *L. humile* por los alrededores; (**) Luchas por los alrededores.

21.10 Algunas obreras de *L. humile* que provienen del nido N2 comienzan a interactuar con el nido N3 y con la pista de *P. pallidula* que va del nido N3 al cebo G. No se observan conductas agresivas entre las obreras de las dos

especies, pero la presencia de *L. humile*, cada vez más abundante, hace que se vayan retirando las obreras de *P. pallidula*.

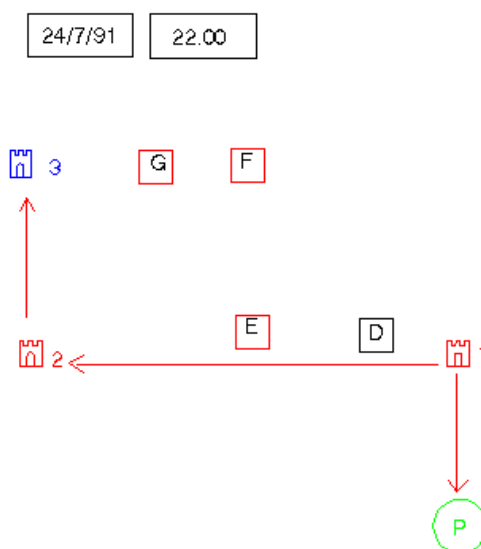


21.30 Se observan algunas luchas entre obreras de *P. pallidula* y *L. humile* en los alrededores del cebo G. Las obreras de *L. humile* aparecen muy excitadas y consiguen que *P. pallidula* abandone el cebo. La pista de *P. pallidula* termina por desaparecer y, a esta hora, sólo se ven algunas *P. pallidula* aisladas, junto al cebo G y al nido N3, que luchan una a una con obreras de *L. humile*. No puede decirse en estas luchas que una especie sea superior a la otra, ya que en todos los casos se observa que una tiene agarrada a otra por una pata.



Por último, la entrada del nido de *P. pallidula* está ocupada por un elevado número de obreras de *L. humile*, moviéndose excitadas y no se ven obreras de *P. pallidula*, que aparentemente se han retirado al interior del nido.

22.00 Las hormigas argentinas van abandonando los cebos, y reforzando las pistas que proceden de los nidos 1 y 2, dirigiéndolas hacia el nido 3, de *P. pallidula*. *L. humile* intenta introducirse en este nido (N3, de *P. pallidula*). Sólo se observa alguna obrera de *P. pallidula* que es atacada por obreras de *L. humile*. No se ha visto en ningún momento la salida masiva de obreras de *P. pallidula*, que parecen haberse refugiado en el interior del nido. No se ve que las *L. humile* transporten cadáveres de *P. pallidula*.

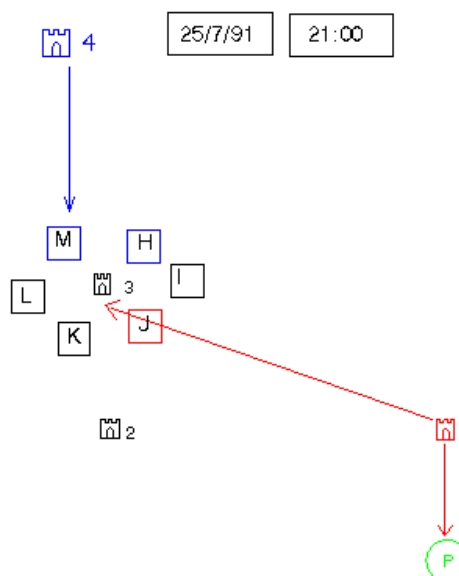


El día siguiente se vuelve para ver que ha pasado con esta colonia de *P. pallidula*.

25/VII/91

20.00: Al día siguiente, se observa una pista de *L. humile* que sale de su nido (N1) y se divide en dos. Una rama se dirige al pino (como los días anteriores), y la otra pasa por donde estaba la entrada del nido de *P. pallidula* del día anterior (N3). No se ve ninguna obrera de *P. pallidula* por este punto. Tampoco hay ninguna obrera de ninguna especie donde estaba situado el nido 2.

Se intentará comprobar si el N3 está ocupado por obreras de *L. humile* o de *P. pallidula*. Para ello, se colocan 6 cebos de galleta alrededor de la entrada del nido 3 (HIJKLM).



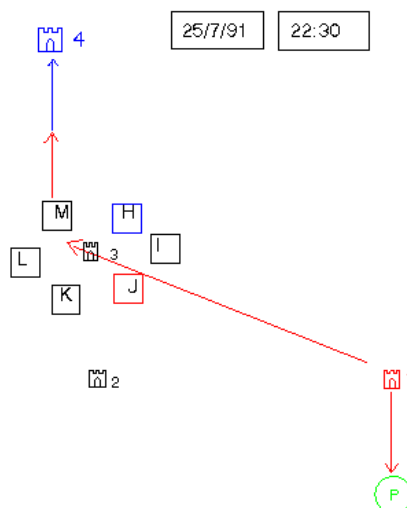
20.55 Uno de los cebos (M) es ocupado por unas 80 *P. pallidula* que provienen de un nuevo nido (N4) a unos 60 cm de su nido y a unos 75 cm del nido 3. Otros cebos comienzan a ser ocupados por *L. humile* que provienen del nido 1.

CEBO/HORA	H	I	J	K	L	M
21.15	2 Ppal	2 Lhum	4 Lhum	0	0	80 Ppal
21.25	3 Ppal	0	2 Lhum	0	0	80 Ppal
21.35	3 Ppal	0	3 Lhum	0	0	80 Ppal
21.45	2 Ppal	0	2 Lhum	1 Lhum	0	70 Ppal
21.55	2 Ppal	0	1 Lhum	0	1 Lhum	48 Ppal
22.15	1 Ppal	0	2 Lhum	0	0	12 Ppal
23.30	3 Ppal	1 Ppal	2 Lhum	0	0	0

Tabla 3. Ocupación de los cebos por Lhum (*L. humile*) o Ppal (*P. pallidula*).

22.30 Las *P. pallidula* han abandonado el cebo M. Hay obreras de *L. humile* alrededor de este cebo y algunas al principio de la pista que va al nido 4 (*L. humile* ocupa unos 20 cm de esta pista y las pocas *P. pallidula* que quedan

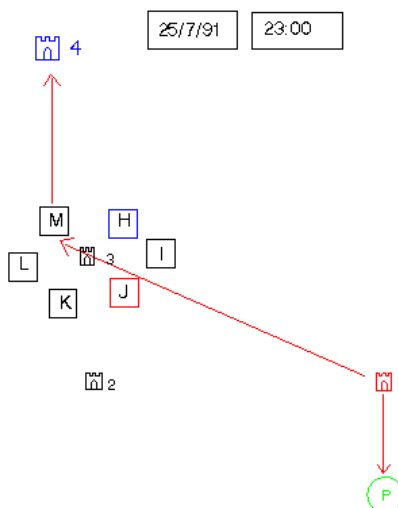
ocupan los 40 cm restantes). Cada vez se ven menos *P. pallidula*. No se observan luchas.



22.40: Las obreras de *P. pallidula* se van retirando al nido 4 y las que quedan en la pista están a unos 20 cm del nido. Hay unos cuantos contactos físicos entre *P. pallidula* y *L. humile* pero sin agresividad. *L. humile* no forma una verdadera pista al N4.

22.50: Las *P. pallidula* se van retirando, y se mueven ya únicamente a unos 10 cm del nido. *L. humile* va formando una pista hacia el N4.

23.00 Ya no se ven prácticamente *P. pallidula*, sólo algunas obreras sobre cebos. La anterior pista de *P. pallidula* ahora está ocupada por obreras de *L. humile* que ya llega al N4.



Un día más el nido de *P. pallidula* ha de ser cerrado por la presencia de *L. humile*. Se regresa el día siguiente para ver que ha pasado.

26/VII/91

Para ver si el N4 está ocupado y porqué especie se colocan cebos en los alrededores:

20.15: Se ponen 6 cebos combinados de queso y galleta, a unos 20 a 50 cm del N4, para ver si *P. pallidula* los ocupan y desde dónde.

21.10: Los seis cebos son ocupados por algunas obreras de *L. humile* (6, 46, 18, 8, 5 y 7 obreras respectivamente). En ningún momento aparece *P. pallidula*.

23.30: Se forma una pista de *L. humile* similar a la del día anterior. Hay algunas obreras aisladas de *L. humile* que van a los cebos (6, 0, 0, 2, 3 y 2 respectivamente). No hay presencia de *P. pallidula*. El nido 4 parece cerrado.

Después de un seguimiento de 4 días se puede constatar que la zona que ocupaba *P. pallidula* el primer día, ha ido siendo progresivamente ocupada por *L. humile*. Aunque no se puede asegurar, parece que los nidos 2, 3 y 4 podrían corresponder a la misma colonia, que se ha visto obligada a cambiar el nido por la presencia de *L. humile*. Cabe constatar que los nidos 2, 3 y 4 han sido cerrados y no se han vuelto a abrir, pero no hay indicio de emigración ni tampoco de que *L. humile* haya ocupado los nidos. Por eso parece que la colonia de *P. pallidula* se ha ido retirando y abriendo los nidos cada vez más lejos (más de 1,5 m en tres días).

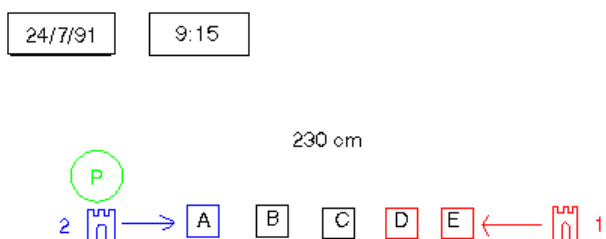
EXPERIMENTO 2

24/VII/91

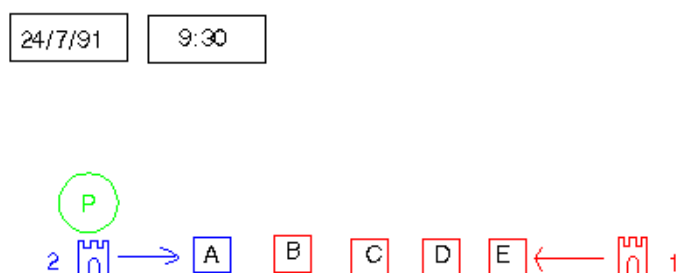
Se localiza, con la ayuda de cebos, un nido de *P. pallidula* a unos 40 cm de la base de un pino. Se va a intentar provocar interacciones entre este nido de *P. pallidula* (nido 2) y *L. humile* cercanas (nido 1, a 230 cm del anterior).

21.00: Se colocan 5 cebos de queso (ABCDE) entre el N2 (de *P. pallidula*) y el de *L. humile* (N1), para intentar llevar a las obreras de *L. humile* hasta N2.

21.15: Las obreras de las distintas especies comienzan a ocupar los cebos, formando respectivas pistas hasta ellos. A esta hora, el cebo A es ocupado por más de 100 *P. pallidula*, y los cebos D y E por 3 y 8 obreras de *L. humile*.



21.30: *P. pallidula* continua ocupando el cebo A (más de 100 obreras), mientras que *L. humile* va ocupando los otros 4 cebos (12, 1, 3 y 3 obreras).



21.45: Se colocan pequeños trozos de queso y de galleta del cebo B al A para forzar el contacto.

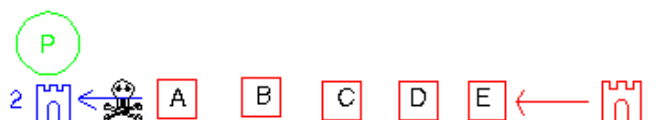
22.00: *L. humile* y *P. pallidula* se van acercando, y llegan a reunirse sobre el alimento, pero no se ven agresiones.

22.15: Comienzan las primeras peleas sobre el cebo A. En principio, parece que gana *P. pallidula*, matando algunas *L. humile*. Pero *P. pallidula* va retirándose hasta el nido y *L. humile* siguiéndola en su retirada.

24/7/91	22:15
---------	-------



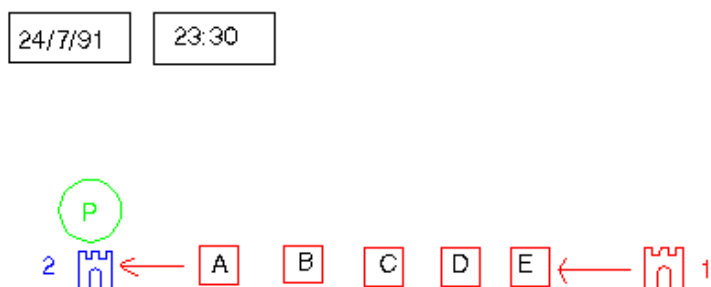
24/7/91	22:30
---------	-------



22.40: Se produce una salida masiva de soldados de *P. pallidula*. Continúan las peleas, ganando *L. humile* cada vez más terreno, a pesar de que no son excesivamente abundantes.

23.20: Comienzan a llegar muchas obreras de *L. humile* y se observan muchas peleas, ya en la boca del nido. *P. pallidula* prácticamente ha desaparecido.

23.27: No se ve ninguna *P. pallidula*, *L. humile* se empieza a meter en el nido de esta especie.

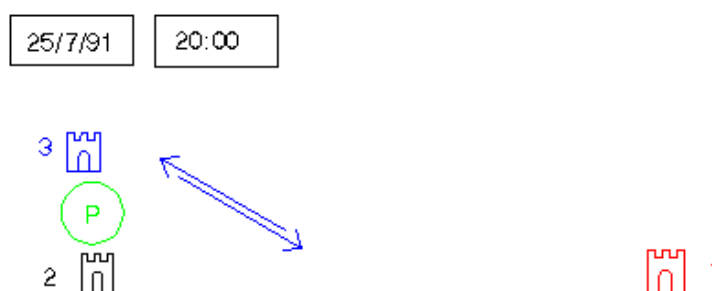


Se retorna el día siguiente para comprobar qué especie se encuentra en el nido 2 (ocupado previamente por *P. pallidula*).

25/VII/91

20.00: Se encuentra otra abertura de *P. pallidula* (N3) en la base del mismo pino donde estaba el nido 2. De ella sale una pista de *P. pallidula* que transportan galleta, resto de los cebos del día anterior.

El nido 1, de *L. humile*, no presenta actividad a esta hora. Sólo se ha visto alguna obrera rondando a unos 50 cm del nido 3 de *P. pallidula*. Se colocan 8 nuevos cebos (FGHIJKLM).



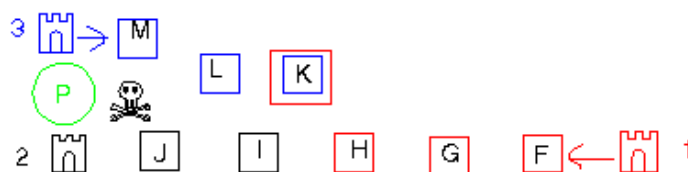
20.30: Los cebos van siendo ocupados por obreras de ambas especies:

CEBOS	ESPECIES
A	1 Tenebriónido
B	35 <i>P. pallidula</i>
C	2 <i>L. humile</i> y 1 <i>P. pallidula</i> (alejadas)
D	6 <i>L. humile</i>
E	12 <i>L. humile</i>
F	0
G	1 <i>P. pallidula</i>
H	1 <i>L. humile</i>

Tabla 4. Ocupación de los cebos.

21.00: Se observan algunas batallas entre *L. humile* y *P. pallidula* próximas a la entrada N2.

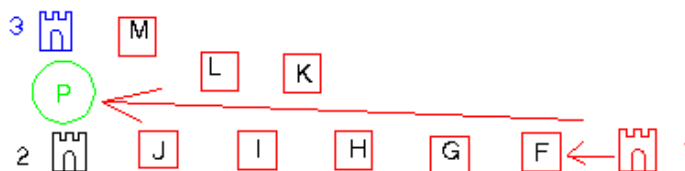
25/7/91	21:00
---------	-------



21.05: Van llegando obreras de *L. humile* a la entrada del nido 3. Las *P. pallidula* se retiran al nido aunque aún asoman algunos soldados, y algunas obreras permanecen en los cebos. Se forma una gran pista de *L. humile* que se introduce en el nido 3 de *P. pallidula*. Esta pista de *L. humile* ha venido por donde estaba la pista de *P. pallidula* exactamente. No han venido de ningún cebo, aunque algunos estaban ocupados por *L. humile*, sino directamente del su nido (N1, a 213 cm).

21.30 : Van unas 85 *L. humile* por minuto en la pista, que pasa por la entrada del nido de *P. pallidula* y sube al pino. Las *L. humile* patrullan alrededor del pino.

25/7/91	22:00
---------	-------



La situación se mantiene hasta las 22.30, que se hace la última observación.

26/VII/91

20.00: El día siguiente se mantiene la pista de *L. humile* que proviene del N1, pasa por donde estaba la abertura del nido de *P. pallidula* (N3) y sube por el tronco del pino. Los cebos del día anterior están prácticamente vacíos.

20.15: Se colocan 7 nuevos cebos alrededor del pino (ABCDEFGG) para ver si quedan *P. pallidula* en los alrededores de la base del pino.

21.15: Los cebos van siendo ocupados por diferentes especies.

CEBOS	ESPECIES
A	0
B	1 <i>L. humile</i>
C	6 <i>L. humile</i>
D	14 <i>T. nigerrima</i>
E	Más de 100 <i>T. nigerrima</i>
F	2 <i>L. humile</i>
G	24 <i>T. nigerrima</i>

Tabla 5. Ocupación de los cebos.

Se localiza un nido de *T. nigerrima* a 3.65 m del pino. No se observa ninguna obrera de *P. pallidula* alrededor del pino. Las entradas de los días anteriores, N2 y N3, permanecen cerradas. No se puede asegurar que *L. humile* haya aniquilado la colonia de *P. pallidula* porque no hay evidencia, ni tampoco de que hayan emigrado o de que haya alguna otra entrada más allá del pino.

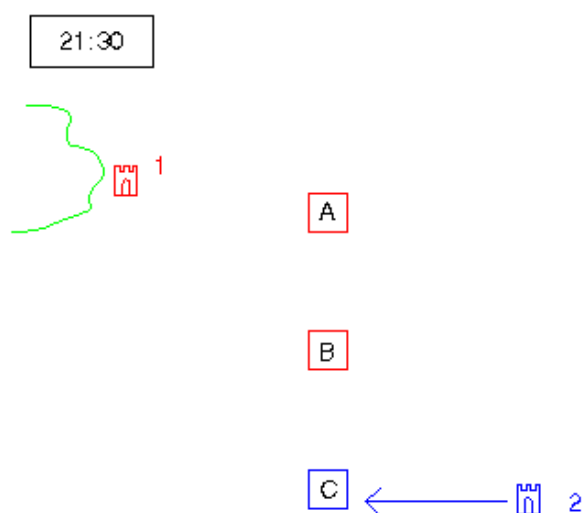
Se regresa más tarde (23.00) y se encuentra que *T. nigerrima* se ha retirado de los cebos y sólo se ven unas cuantas obreras moviéndose muy excitadas en la boca de su nido, y los cebos en mayor o menor medida ocupados por *L. humile*.

EXPERIMENTO 3

24/VII/91

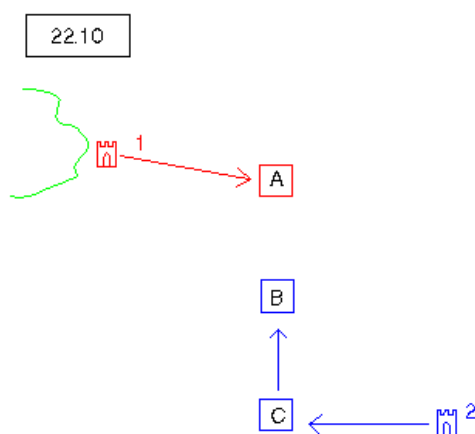
A 5 m del pino del experimento anterior, se localiza en la base de un tocón un nido de *L. humile* (N1) y un nido de *P. pallidula* a 45 cm (N2).

21.00: Se disponen tres cebos (ABC) entre los dos nidos.



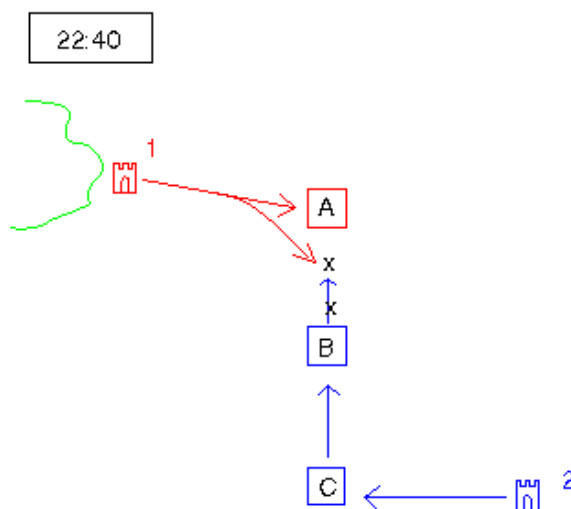
CEBOS/HORA	A	B	C
21.30	5 Lhum	2 Lhum	+ 100 Ppal
21.45	7 Lhum	2 Lhum	+ 100 Ppal
22.00	11 Lhum	1 Lhum + 1 Ppal	+ 100 Ppal
22.05	8 Lhum	1 Lhum + 10 Ppal	+ 100 Ppal
22.10	10 Lhum	3 Ppal	+ 100 Ppal
22.20	2 Lhum	80 Ppal	+ 100 Ppal
22.30	2 Lhum	+ 100 Ppal	+ 100 Ppal
22.40	2 Lhum	+ 100 Ppal	+ 100 Ppal
22.50	2 Ppal	17 Ppal + 2 Lhum(*)	50 Lhum
22.55	4 Ppal+2Lhum	9 Ppal + 1 Lhum(*)	50 Lhum
23.00	1 Lhum	2 Ppal + 4 Lhum (*)	30 Lhum
23.05	2 Lhum	1 Ppal + 8 Lhum (*)	40 Lhum
23.15	1 Lhum	10 Lhum	40 Lhum

Tabla 6. Ocupación de los cebos por Lhum (*L. humile*) o Ppal (*P. pallidula*). (*) Peleas.

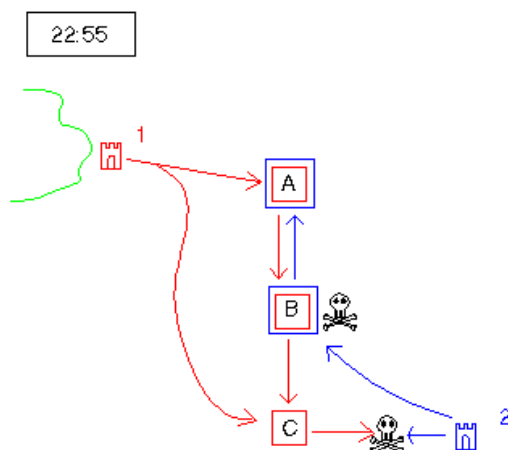


22.10: Las obreras de *P. pallidula* comienzan a formar una pista del cebo C al B. *L. humile* forma una pista al cebo A. Se colocan trozos de alimento (queso y galleta) entre los cebos.

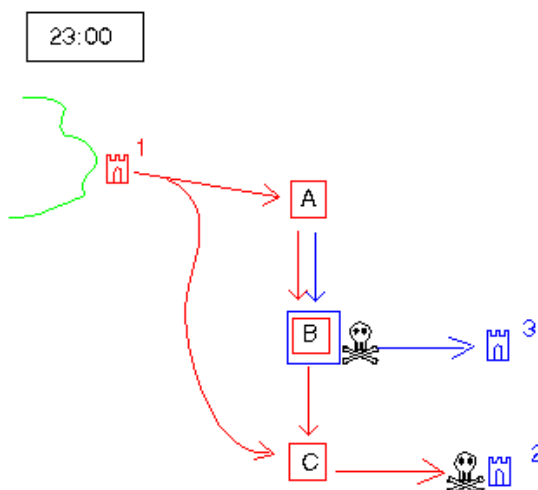
22.40: Las *P. pallidula* desde B siguen el alimento hacia el cebo A (llegan a 10 cm de distancia del B, a 30 cm del A). *L. humile* se aproxima asimismo al cebo B, desde el A, siguiendo el camino de alimento.



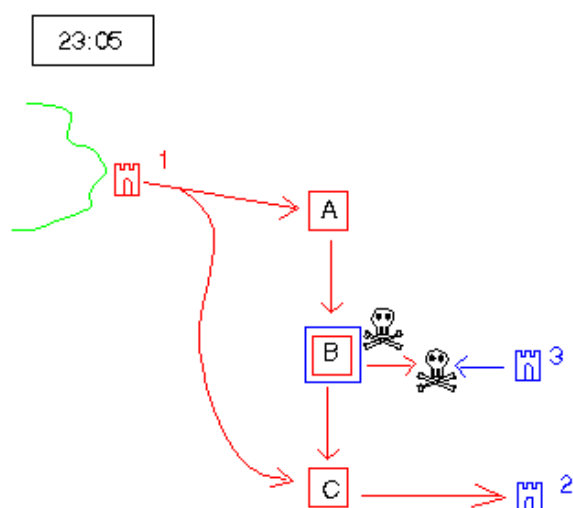
22.50: En diez minutos, *L. humile* ha ocupado el cebo C, que antes estaba con más de 100 *P. pallidula*. Sobre los cebos A y B, se encuentran obreras de ambas especies, y en el cebo B se ven algunas luchas. Asimismo, comienzan las argentinas a invadir la pista de *P. pallidula* que salía desde el nido 2, con luchas. Esta pista inicial de *P. pallidula* se va retirando y aparece otra pista del cebo B a una segunda entrada del nido de *P. pallidula* (N3), a unos 20 cm.



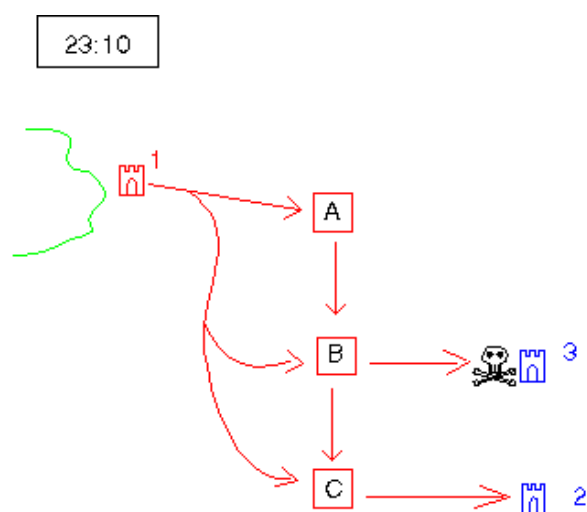
23.00: Aún no hay obreras de *L. humile* en la segunda pista de *P. pallidula*. En la entrada primera del nido de *P. pallidula* las obreras de *L. humile* atacan a una obrera y a un soldado.



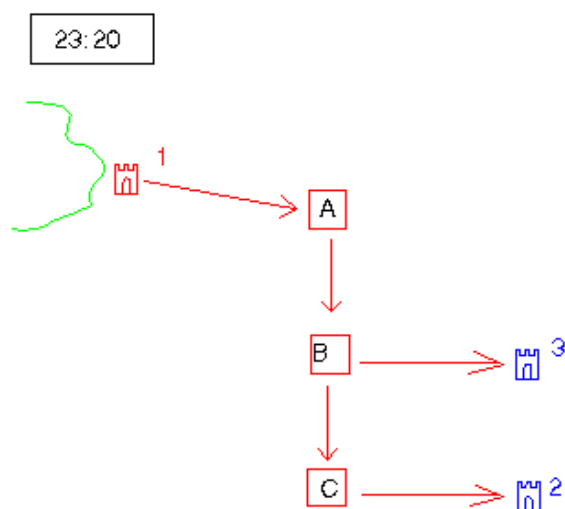
23.05: Ya prácticamente no se ven *P. pallidula* por los alrededores y hay una gran pista de *L. humile* del cebo A al B. *L. humile* comienza a invadir la segunda pista de *P. pallidula*, hacia el N3, con algunas peleas sobre el cebo B, y en la pista.



23.10: Sólo quedan *P. pallidula* en los alrededores del nido N3. *L. humile* sigue adelantando terreno hacia el N3. Las *P. pallidula* se están retirando y no hay casi luchas, sólo algunas 1 a 1.



23.20: *P. pallidula* se ha retirado al interior del nido, aunque *L. humile* aún no ha llegado hasta él. En el primer nido (N2) no se ven *P. pallidula* y los alrededores están ocupados por *L. humile*, aunque no parece que entren y salgan del nido de *P. pallidula*.



23.28: Hay ya 8-10 *L. humile* sobre la segunda entrada del nido de *P. pallidula* (N3), parece que no entran, pero se vuelve el día siguiente para ver qué especie lo ocupa.

25/VII/91

20.10: No se ve ninguna actividad ni en la salida 2 ni en la 3 del nido de *P. pallidula*. Hay una pista de *L. humile* que recorre cerca la zona. Los cebos A, B, y C están llenos de queso, por lo que parece que *P. pallidula* sí termina con el alimento, pero que *L. humile* no está muy interesada.

20.15: Se ponen 7 cebos alrededor de la zona del nido de *P. pallidula*, en unos 3 m de radio.

20.40: Los cebos van siendo ocupados por las diferentes especies. En los alrededores de los cebos G y H hay grandes pistas de *L. humile*. Sigue sin aparecer *P. pallidula* por la zona de ayer.

CEBOS	ESPECIES
D	0
E	0
F	<i>T. nigerrima</i>
G	<i>L. humile</i>
H	<i>L. humile</i>
I	<i>L. humile</i>
J	<i>L. humile</i>

Tabla 6. Ocupación de los cebos.

20.48: *P. pallidula* no ocupa ningún cebo, ni se ve por los alrededores. Las dos entradas de los nidos de *P. pallidula* permanecen cerradas. Posiblemente los hayan abandonado, aunque no parece que los hayan ocupado las *L. humile*.

RESUMEN



“Codiciosas del bien de sus vecinos, las hormigas de sociedades extrañas chocan entre sí frecuentemente. De aquí guerras y batallas, cuya táctica es tan variada como la naturaleza de sus armas.”

E. L. Bouvier. *El comunismo en los insectos*

RESUMEN

La hormiga argentina (*Linepithema humile*) es una especie procedente de Sudamérica, que se está extendiendo por el mundo, desde finales del S.XIX. Produce daños a distintos niveles, como plaga doméstica, plaga agrícola y en el medio natural, sobre flora y fauna. Algunos aspectos de su biología la convierten en una exitosa especie invasora, como: formar grandes unicolonias, ser poligínica, generalista en su alimentación y nidificación, poseer elevada agresividad interespecífica, y por haber dejado en sus hábitats originarios a parásitos y depredadores.

En algunos puntos del Parque Nacional de Doñana, esta especie aparece como abundante, por lo que dada la importancia de este espacio, el carácter invasor de la especie y la escasez de referencias en el medio natural, se planteó este trabajo.

Se han localizado hormigas argentinas principalmente en zonas humanizadas, por ser el hombre su principal agente de dispersión, aunque también se han introducido en el medio natural. Las poblaciones de hormiga argentina suelen iniciar su colonización como plaga doméstica. Aquí crecen de forma rápida y van introduciéndose en el terreno, hasta que se estabilizan, cuando se ven limitadas por las condiciones abióticas del medio. A medida que la población de hormiga argentina va creciendo, va desplazando o eliminando a las especies nativas de formícidos, tanto las terrícolas como las arborícolas. *L. humile* altera la densidad y también el comportamiento de las otras especies, en mayor o menor medida, según su categoría en la jerarquía de dominancia. De esta manera, las especies dominantes (como *Crematogaster scutellaris*, *Pheidole pallidula*...) se ven eliminadas en primer lugar, y toleran algún tiempo más su presencia especies como *Cataglyphis floricola*, *Oxyopomyrmex saulcyi* o *Cardiocondyla batesii*. En distintos experimentos, se encontró cómo la hormiga argentina es capaz de desplazar o eliminar a las especies nativas, gracias a fenómenos de competencia, tanto por explotación (por ejemplo siendo muy tolerante a los cambios de temperatura), como por interferencia, mostrándose muy agresiva y poseyendo un elevado contingente de obreras, clave para su dominancia.

SUMMARY

The Argentine ant (*Linepithema humile*) is an exotic species, originating in South America, which has been spreading throughout the world since the 19th century. It is harmful at different levels: as a domestic pest, as an agricultural pest and as an environmental pest, harming flora and fauna. Several aspects of their biological make-up make them successful invading predators: they form large unicolonies, they are polygynic (have multiple queens), are flexible about what they eat and where they nest, they are extremely aggressive towards other species, and they have left away parasites and predators in their original habitats.

In some parts of Doñana National Park, the Argentine ant is abundant. Given the ecological importance of this area, the invasive nature of this species and the scarcity of references to the species in the natural environment, this project was proposed.

The Argentine ant is mainly found in areas populated by humans as man is its main dispersive agent. However, it can also be found in the wild. It usually begins its colonization as a domestic pest. Here, it increases in number rapidly, establishing itself in the terrain until such time as its expansion is limited by environmental conditions. As the Argentine ant population increases, it removes or eliminates the native species. *L. humile* alters both the density and behaviour of the other species to a greater or lesser extent, depending on its position in the dominance hierarchy. The dominant species, therefore, (such as *Crematogaster scutellaris*, *Pheidole pallidula*...) are the first to be eliminated while other species, such as *Cataglyphis floricola*, *Oxyopomyrmex saulcyi* or *Cardiocondyla batesii*, last a little longer. In different experiments, the Argentine ant was seen to be capable of removing or eliminating native species, thanks to its competitiveness, both exploitative (e.g. it exploits its ability to withstand changes in temperature) and interferential (it is very aggressive and possesses a large contingent of worker ants, the key to its dominance).